ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SÉRIE T. 13 1991, Nos 1-2

Janvier-Mars/Avril-Juin 1991

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur J. FABRIÈS

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. GINSBURG.
Rédactrice : P. DUPÉRIER.
Comité scientifique : J. AUBOUIN (Paris), R. G. C. BATHURST (Liverpool), W. H. BERGER (La Jolla), Y. COPPENS (Paris), B. COX (Londres), D. S. CRONAN (Londres), J. FABRIÈS (Paris), H. DE LUMLEY (Paris), W. R. RIEDEL (La Jolla).
Un Comité de lecture examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1991 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1 600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **13**, 1991, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), nos 1-2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

E. A. Perseil. — Sur l'évolution minéralogique des constituants des nodules polymétalliques 3

Deductions on the mineralogical evolution of the components of seafloor manganese nodules.

B. Battail. — Les Cynodontes (Reptilia, Therapsida) : une phylogénie 17

The Cynodonts (Reptilia, Therapsida) : a phylogeny.

L. Ginsburg, G. Delibrias, A. Minaut-Gout, H. Valladas et A. Zivie. — Sur l'origine égyptienne du chat domestique 107

On the Egyptian origin of the domestic cat.

G. R. Demathieu et M. Durand. — Les traces de pas de Tétrapodes dans le Trias détritique du Var et des Alpes-Maritimes (France) 115

Tetrapod footprints in detrital triassic sediments of the Var and Alpes-Maritimes regions (France).

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **13**, 1991,
section C, nos 1-2 : 3-15.

Sur l'évolution minéralogique des constituants des nodules polymétalliques

par Elena-Adriana PERSEIL

Résumé. — L'état de conservation des caractéristiques texturales primaires dans les nodules polymétalliques fossiles permet de suivre l'évolution minéralogique des constituants des nodules. L'analyse minéralogique de ces constituants, d'une part dans des botryoïdes bien conservées (les minéralisations manganésifères de Falotta, Grisons, Suisse) et, d'autre part, dans les reliques de botryoïdes plus ou moins déformées (les minéralisations manganésifères du complexe de Nicoya, Costa Rica) met en évidence le comportement spécifique de ces minéraux pendant le changement des conditions de température du métamorphisme. On peut identifier trois générations de braunite : la braunite faiblement cristallisée, avec un excès en silice, la braunite bien cristallisée et la braunite II, déficitaire en silice, progressivement remplacée par les termes intermédiaires de la cryptomélane-hollandite. La présence et l'importance relative de chacune de ces générations de braunite témoignent des différences entre les conditions qui ont régi l'évolution minéralogique de chaque gisement. Si cette recherche a pour premier objectif de suivre les transformations des constituants des nodules jusqu'à l'effacement complet de toute caractéristique texturale primaire, elle pose aussi la question de la signification génétique de l'évolution minéralogique.

Abstract. — The state of preservation of primary textural characteristics in fossile ferromanganese nodules permits to follow the paragenesis nodule minerals mineralogical evolution. The mineralogical studies of these paragenesis nodule minerals on the one hand in the well preserved botryoidal microstructures (the manganese ores of Falotta, Grison canton, Switzerland) and on the other hand in relicts of more or less deformed botryoidal microstructures (the manganese deposits of the Nicoya ophiolite complexe, Costa Rica) reveals the characteristic behaviour of these ore minerals, in changing temperature conditions during metamorphism. We identify three braunite generations : the poorly crystallized braunite with an excess of SiO_2, the well crystallized braunite and the braunite with a deficit of SiO_2 progressively replaced by the intermediate members of the cryptomelane-hollandite isostructural series. The presence and the relative importance of each of these braunite generations show the differences between the conditions of the deposits mineralogical evolutions. If the first aim of this study is to follow the paragenesis nodule minerals transformations till the whole effacement of all primary textural characteristics, the question of the genetic meaning of mineralogical evolution is stated too.

E. A. PERSEIL, *Laboratoire de Minéralogie du Muséum national d'Histoire naturelle, URA 736, 61, rue Buffon, 75005 Paris.*

L'important inventaire de nodules polymétalliques fossiles dressé par JENKYNS (1977) incite à rechercher de nouveaux critères (différents de ceux basés sur la morphologie), auxquels on puisse faire appel pour autoriser la classification de ces concentrations dans la catégorie des nodules polymétalliques. Dans cette perspective, il est nécessaire de suivre l'évolution des constituants des nodules polymétalliques aussi loin que les microstructures primaires résistent à l'effacement.

Associés soit à des dépôts pélagiques, considérés comme profonds, soit à des dépôts de marges continentales, soit encore à des séries littorales, « les nodules polymétalliques fossiles » possèdent des paramètres géochimiques ((Mn/Fe; Mn/Co + Cu + Ni) comparables aux nodules récents dans les mêmes environnements. Lorsque l'on analyse les « nodules fossiles » en dehors de leur environnement, les paramètres géochimiques apparaissent alors sensiblement différents de ceux des nodules récents (STEINBERG *et al.*, 1984).

La todorokite et la vernadite sont les oxydes de manganèse les plus courants dans les nodules polymétalliques, mais c'est la proportion de chacun de ces oxydes à l'échelle du nodule qui marquera les paramètres géochimiques de celui-ci : c'est ainsi que la prédominance de la todorokite dans les nodules du bassin Indien central (PERSEIL et JEHANNO, 1981) est responsable de la valeur élevée du rapport Mn/Fe, ainsi que de la somme importante en éléments de transition. La prédominance de la vernadite dans les nodules du bassin de Madagascar agit par contre en sens inverse sur ces deux paramètres, compte tenu d'une part de l'importance des teneurs en fer attachées à cette phase, et d'autre part de la participation très réduite des éléments de transition dans la composition de ces nodules (LECLAIRE et PERSEIL, 1979). Ces deux exemples extrêmes, situés tous deux dans des plaines abyssales, indiquent bien l'importance de la composition minéralogique qui est directement responsable des paramètres géochimiques.

Une comparaison entre nodules polymétalliques récents et fossiles ne peut donc avoir comme point de départ que la connaissance approfondie de la minéralogie.

ÉVOLUTION MINÉRALOGIQUE ET GÉOCHIMIQUE DES CONSTITUANTS DANS LES NODULES POLYMÉTALLIQUES RÉCENTS

Dans l'océan Pacifique, les nodules riches en manganèse et éléments de transition se trouvent, sur les boues à radiolaires, ainsi que sur des argiles rouges, à des profondeurs supérieures à celle de la lysocline (HORN *et al.*, 1972; PAUTOT et MELGUEN, 1975).

Dans l'océan Indien, c'est également la sédimentation siliceuse qui supporte les nodules les plus riches en manganèse et éléments de transition (LECLAIRE *et al.*, 1977), alors que les nodules pauvres en manganèse et éléments de transition sont associés à des milieux de sédimentation carbonatée. Les processus d'accumulation des nodules et leur croissance sont en rapport direct avec leur minéralogie primitive (HALBACH *et al.*, 1988). L'évolution minéralogique des constituants des nodules se manifeste le plus souvent par une série de processus d'enrichissement en manganèse dont voici les plus connus :

1. L'enrichissement progressif en manganèse et éléments de transition redevable à la recristallisation post-dépositionnelle

Ce processus a été mis en évidence par BURNS et BURNS (1978) dans les nodules polymétalliques provenant des sédiments siliceux du Pacifique Nord équatorial. La croissance de la todokorite à partir de δ-MnO_2 est liée ici à la néoformation de la phillipsite. Les éléments de transition stabilisent la structure de la todokorite en remplaçant le Mn^{2+}.

Les échantillons observés au microscope électronique qui ont subi cette recristallisation post-dépositionnelle conservent encore la « microtexture » initiale.

2. **L'enrichissement en manganèse et éléments de transition lié à l'activité des protozoaires benthiques**

Ce processus a été souligné par MORGOLIS *et al.* (1979). Les microorganismes qui vivent à l'intérieur des nodules et dans les fractures sont responsables d'une véritable *sélection microchimique*.

Le remplacement du test de ces microorganismes, par des oxydes de manganèse le plus souvent largement cristallisés et stabilisés par des éléments de transition, est général. Ce processus d'enrichissement est donc responsable des sites préférentiels de croissance secondaire (authigénique) qui peuvent se trouver partout à l'intérieur du nodule. La texture du nodule ne semble pas affectée (MORGOLIS *et al.*, 1979).

3. **L'enrichissement en manganèse dans la couche externe des nodules polymétalliques ou des micronodules** (PERSEIL et JEHANNO, 1981 ; PERSEIL, 1987)

Il s'agit d'un processus très courant qui n'a généralement pas d'effets sur la texture générale du nodule. L'enrichissement en manganèse est souvent suivi d'un enrichissement en éléments de transition ; on constate à la périphérie du nodule que la todorokite (assez bien cristallisée) prédomine et que le paramètre Mn/Fe a une nette tendance à la croissance.

4. **L'enrichissement et la remobilisation du manganèse s'étendant à l'ensemble du nodule**

Ce phénomène n'a été observé que sur les nodules du Bassin angolais, à 9°18,2′ S, 10°30,6′ E et par 4219 m de profondeur (RENARD, 1979), nodules prélevés lors de la campagne WALDA en 1971 à bord du navire océanographique « Jean Charcot » ; on assiste ici à un effacement presque total de la microstructure initiale. *Dans ce cas, l'enrichissement exceptionnel en manganèse est suivi d'une recristallisation générale*, qui interdit la conservation de la structure primaire. On ne connaît d'exemples de ce type de situation ni dans l'océan Indien, ni dans le Pacifique. Une certaine variation dans l'intensité de la recristallisation a été constatée dans les coupes de quelques nodules. La différence de recristallisation a lieu à l'intérieur de la microstructure initiale, qui peut encore dans ce dernier cas être prise pour une relique.

ÉVOLUTION MINÉRALOGIQUE ET GÉOCHIMIQUE DES CONSTITUANTS DANS LES NODULES POLYMÉTALLIQUES FOSSILES

Compte tenu de l'importance des champs à nodules polymétalliques mise en évidence par CRONAN (1977), on peut considérer qu'ils représentent la concentration ferro-manganésifère la plus importante.

Il semble donc logique d'envisager la possibilité de la concentration primaire du manganèse sous la forme de nodules polymétalliques pour les grandes concentrations terrestres ferro-manganésifères, surtout lorsqu'elles sont associées à des séries siliceuses (jaspes ou radiolarites). La recherche de reliques des microstructures primaires dans le contexte géologique peut permettre l'accès à la compréhension de leur évolution minéralogique. Ainsi que SOREM and FEWKES (1977) l'avaient souligné, « the predominant habit of nodule material is botryoidal ».

Toutefois la caractéristique texturale primaire échappe rarement à l'effacement provoqué par les diverses transformations. Le seul exemple de minéralisations connu à ce jour qui ait conservé cette caractéristique texturale primaire est celui de Falotta dans les Grisons (Suisse) (PERSEIL et LATOUCHE, 1989).

Certaines particularités dans l'évolution des oxydes manganésifères de Falotta, comme par exemple la variation de la cristallochimie de la braunite ($Mn^{2+}Mn^{3+}{}_6SiO_{12}$) dans les botryoïdes les mieux conservées (fig. 1), peuvent guider la recherche des caractéristiques texturales primaires dans d'autres concentrations. On observe en effet une diminution progressive de l'excès en silice de la braunite en partant des botryoïdes bien conservées vers les plages de braunite bien cristallisée où commence l'effacement de la botryoïde.

Parmi les exemples de paléonodules évoqués par JENKYNS (1977), on peut citer les concentrations ferro-manganésifères du Dévonien supérieur des massifs nord-pyrénéens et de la Montagne Noire (PERSEIL, 1968), mais où aucune trace de caractéristique texturale primaire n'a pu être mise en évidence. STEINBERG *et al.* (1984) affirment que non seulement « la diagenèse poussée » subie par les paléonodules peut être à l'origine de l'effacement des caractéristiques texturales primaires, mais qu'une origine « particulière » peut justifier des caractéristiques différentes.

Les recherches minéralogiques poursuivies se sont orientées vers les concentrations manganésifères (essentiellement les nodules) de Nicoya (Costa Rica), enfermées dans un environnement géologique assez voisin de celui des concentrations de Falotta ; malgré les nombreuses transformations minéralogiques subies par ces concentrations, elles ont conservé en grande partie la morphologie des nodules.

Sans ignorer le lien qui existe entre la nature des constituants des nodules et leur origine (HALBACH and ÖZKARA, 1979), nous faisons ici délibérément abstraction de leur origine, pour ne suivre que l'évolution de ces constituants, dans la perspective d'une application plus large des données et observations.

Les concentrations manganésifères de Nicoya sont enfermées dans un complexe ophiolitique à la base de la série radiolaritique crétacée (KUYPERS and DENYER, 1979 ; HALBACH *et al.*, 1982). La morphologie de certaines concrétions, malgré un léger aplatissement, est conservée ; elle est assez proche de celle des nodules polymétalliques récents.

Des recherches à base d'observations par rayonnement synchrotron n'avaient pas réussi à mettre en évidence les caractéristiques texturales primaires dans ces concrétions (STEINBERG *et al.*, 1984). L'observation microscopique, associée à l'analyse ponctuelle et à l'examen aux rayons X des oxydes, nous a permis d'établir *dans les échantillons qui conservent encore la morphologie des nodules* la succession suivante :

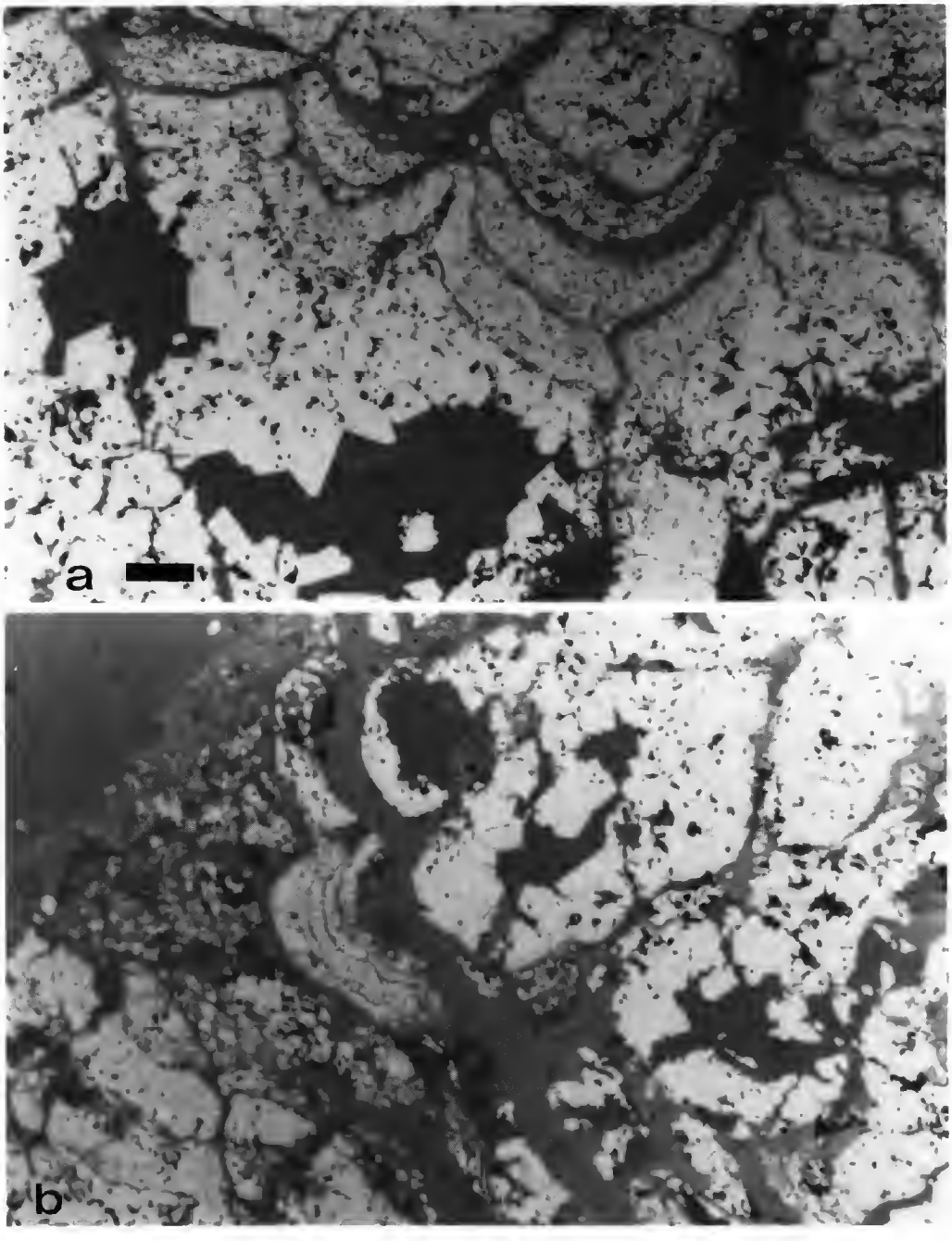


FIG. 1. — Deux aspects de la conservation de la caractéristique texturale primaire dans les concentrations manganésifères de Falotta (Grisons, Suisse) : a, botryoïdes dans la masse de braunite avec la partie centrale faiblement cristallisée (la teneur en silice de la braunite dépasse 20 %) ; la braunite est bien cristallisée dans la partie périphérique des botryoïdes, ce processus favorise l'effacement de la caractéristique texturale primaire ; b, botryoïdes dans la masse de braunite avec la partie centrale bien cristallisée ; l'aspect botryoïdal est conservé essentiellement vers la périphérie où la braunite est faiblement cristallisée. (Lumière naturelle réfléchie ; le tiret = 50 μm.)

1. La braunite faiblement cristallisée

L'observation en lumière réfléchie de quelques coupes de ces nodules a permis la découverte, dans les plages de *braunite faiblement cristallisée*, de quelques reliques rappelant les caractéristiques texturales primaires (fig. 2a). Ces reliques très déformées ne présentent aucune différence de cristallinité ; à l'intérieur des plages de braunite, un important excès en SiO_2 a été enregistré lors de l'analyse ponctuelle à la microsonde. L'excès en silice, qui peut varier entre 20 et 11 %, est comparable à celui signalé dans les concentrations de Falotta (Perseil et Latouche, 1989). Cet excès en silice semble être caractéristique des transformations des oxydes à base de MnO_2 dans un milieu riche en silice, pauvre en fer et dans les conditions d'un métamorphisme régional faible (Roy, 1966, 1968).

2. La braunite bien cristallisée, pyrolusite, cryptomélane

A mesure que l'excès en silice de la braunite diminue, sa cristallinité s'améliore. Les relations entre la braunite faiblement cristallisée et la braunite bien cristallisée semblent être liées à la température et à la fugacité de l'oxygène (Huebner, 1977).

Des îlots de pyrolusite très finement cristallisée et de cryptomélane apparaissent aussi bien dans les plages de braunite faiblement cristallisée que dans cette deuxième génération de braunite bien cristallisée (fig. 2b, 3). Roy (1968) envisage la transformation progressive de la braunite en cryptomélane entre 550° et 600°. Des traces en cuivre apparaissent régulièrement aussi bien dans les plages de braunite faiblement cristallisée que dans les plages de braunite bien cristallisée, les îlots de pyrolusite et cryptomélane ; mais, en règle générale, ces plages sont pauvres en fer et en Co + Ni.

3. La pyrolusite, cryptomélane-hollandite

De fines veinules de *pyrolusite* largement cristallisée parcourent les nodules (fig. 2c), en même temps qu'un « nuage » de *cryptomélane-hollandite* envahit les plages de braunite bien cristallisée. Cette évolution est fidèlement illustrée figure 2c, d. Une grande variété de termes intermédiaires entre la cryptomélane et la hollandite a été mise en évidence grâce aux analyses ponctuelles à la microsonde électronique (tabl. 1), mais aucun phénomène de zonation n'a été observé.

Les données concernant le remplacement et le remplissage dans les sites octaédriques de ces termes intermédiaires semblent voisines des caractéristiques des hollandites-cryptomélanes de Kajlidongri (Fleischer, 1964 ; Perseil et Giovanoli, 1988).

4. La braunite II

L'analyse ponctuelle des plages résiduelles de braunite, dont la superficie se réduit progressivement, indique une baisse considérable de la teneur en silice. La réflectance de cette

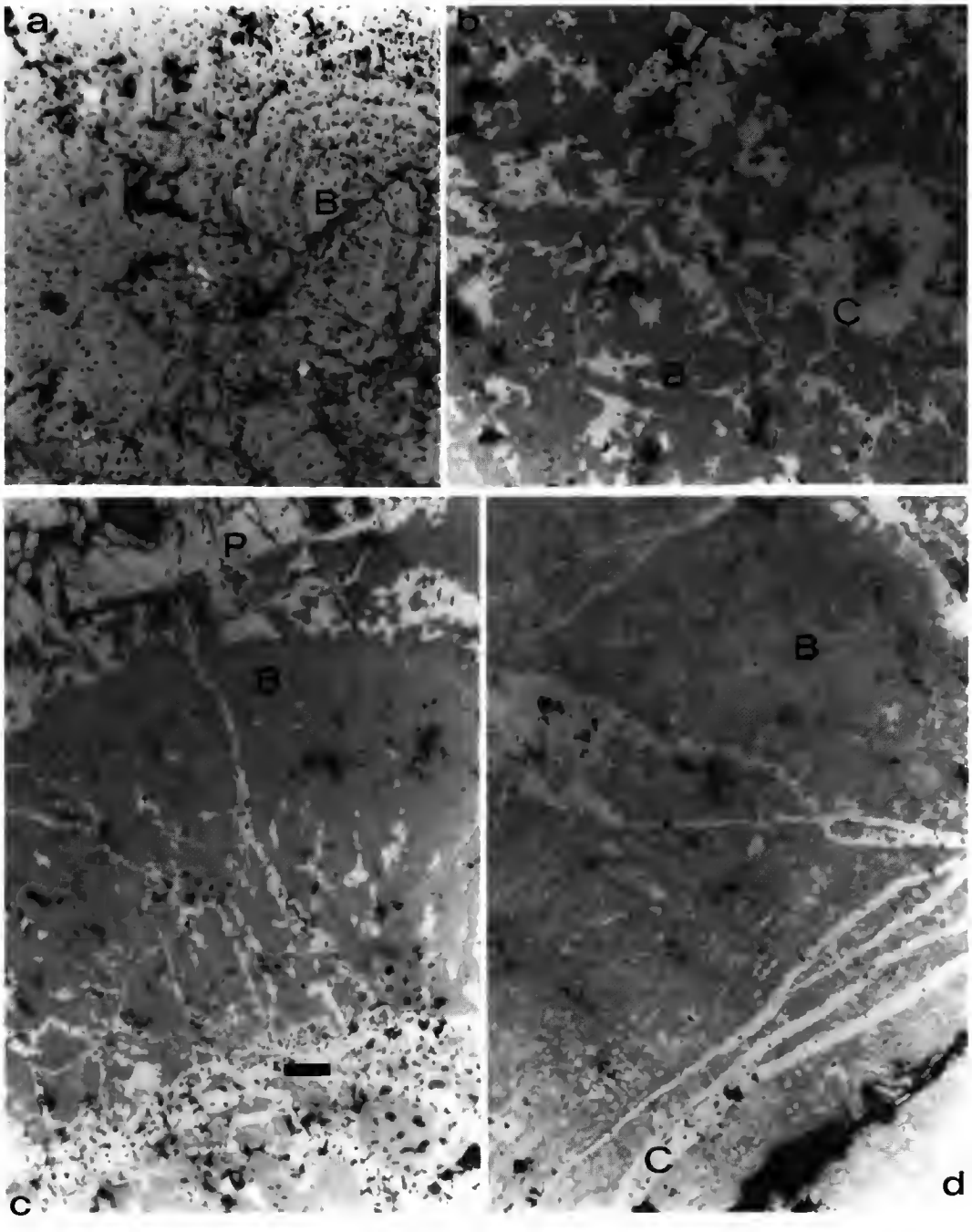


FIG. 2. — a, relique texturale primaire dans la masse de braunite (B) disloquée, faiblement cristallisée de Nicoya ; b, en même temps que l'excès en silice de la braunite (B) de Nicoya diminue, sa cristallinité s'améliore et l'on observe l'apparition d'îlots importants de cryptomélane (C) ; c, veinule de cryptomélane-hollandite qui traverse la plage de braunite (B) envahie par un « nuage » (plus clair que le fond) de cryptomélane-hollandite (nodule de Nicoya). (Lumière naturelle réfléchie ; le tiret = 50 μm.)

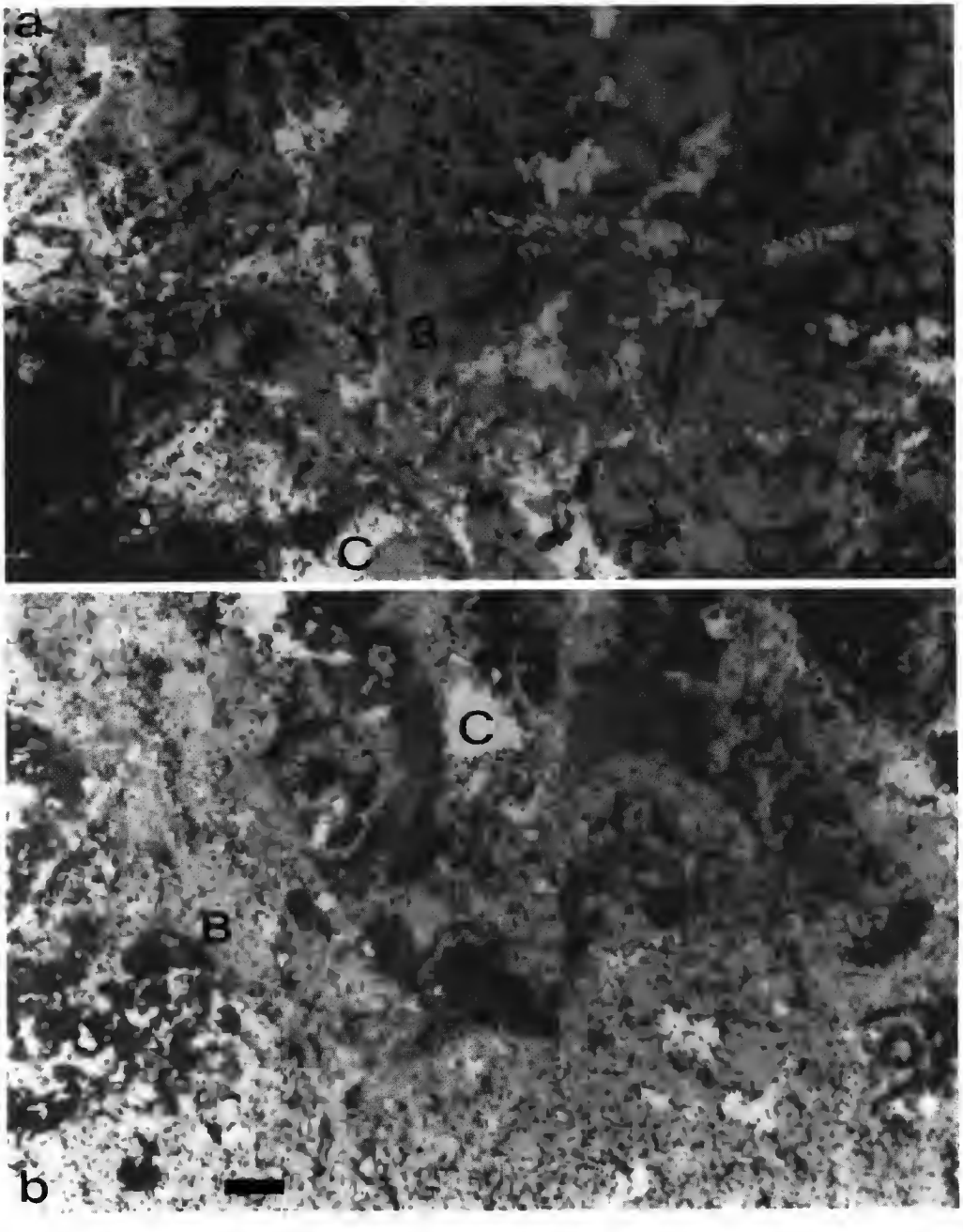


FIG. 3. — a, îlots de cryptomélane (C) dans les plages de braunite (B) faiblement cristallisée et aussi dans les plages de braunite (B) mieux cristallisée (en b). Quelques reliques très déformées de caractéristiques texturales primaires sont visibles dans les deux cas. (Lumière naturelle réfléchie; le tiret = 50 μm.)

TABLEAU I. — Composition ponctuelle des termes intermédiaires cryptomélane-hollandite dans le minerai de Nicoya.

MnO_2	92.03	90.98	88.68	87.97	87.63	87.80	86.00	82.47
Fe_2O_3	0.00	0.13	0.13	0.06	0.16	0.06	0.00	0.19
CaO	0.26	0.33	0.50	0.61	0.38	0.57	0.66	0.69
MgO	0.00	0.11	0.37	0.04	0.11	0.41	0.61	0.89
Al_2O_3	0.67	0.68	1.05	0.98	0.88	0.86	0.58	0.30
PbO	0.22	0.17	0.14	0.07	0.08	0.00	0.07	0.06
CoO	0.05	0.14	0.00	0.00	0.10	0.08	0.10	0.14
CuO	0.23	0.06	0.00	0.06	0.00	0.18	0.18	0.10
NiO	0.01	0.00	0.04	0.00	0.00	0.06	0.00	0.09
SiO_2	0.67	0.44	0.70	0.57	0.80	0.76	0.74	0.92
K_2O	2.22	2.06	1.94	1.86	1.71	1.61	1.12	0.60
Na_2O	1.38	1.27	1.01	1.17	0.97	1.12	1.04	1.28
BaO	0.77	1.48	3.97	4.13	5.70	4.52	6.54	6.86
SrO	0.13	0.10	0.17	0.07	0.03	0.10	0.03	0.04
Total	98.65	97.94	98.70	97.60	98.55	98.15	97.67	94.55
Mn^{4+}	7.62	7.62	7.48	7.52	7.48	7.47	7.45	7.40
Fe^{3+}	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Mg	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.07	0.11	0.17
Co	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
Cu	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00
Ni	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00
Si	0.08	0.05	0.08	0.08	0.09	0.09	0.09	0.11
Al	0.09	0.09	0.15	0.14	0.12	0.12	0.08	0.04
Total	7.81	7.78	7.71	7.74	7.70	7.77	7.76	7.72
K	0.33	0.31	0.30	0.29	0.26	0.25	0.17	0.09
Na	0.32	0.29	0.23	0.27	0.23	0.26	0.25	0.29
Ba	0.03	0.07	0.18	0.20	0.27	0.21	0.32	0.34
Pb	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Sr	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ca	0.03	0.04	0.06	0.08	0.05	0.07	0.08	0.09
Total	0.71	0.71	0.78	0.84	0.81	0.79	0.82	0.81

braunite est nettement plus faible que celle de la braunite bien cristallisée mais supérieure à celle de la bixbyite. On observe sur les clichés aux rayons X que la réflexion la plus forte de ces plages de braunite, dont la teneur en silice ne dépasse pas 6 %, est intermédiaire entre celle de la braunite et celle de la bixbyite $(Mn,Fe)_2O_3$ (fig. 4); ces caractéristiques correspondent à la braunite II : $Ca(Mn,Fe)^{3+}{}_{14}SiO_{24}$ décrite par De Villiers et Herbstein (1967) et De Villiers (1980). La teneur en silice ne dépasse pas 3 % dans la braunite II, alors que dans la braunite commune la teneur en silice se situe vers 10 %. La différence cristallographique entre les deux braunites est représentée par la valeur du paramètre c. La braunite II est aussi le résultat d'un remplacement de la braunite par les termes de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite. Les tétraèdres de silice, dans la braunite II, semblent avoir subi une distorsion et une compression.

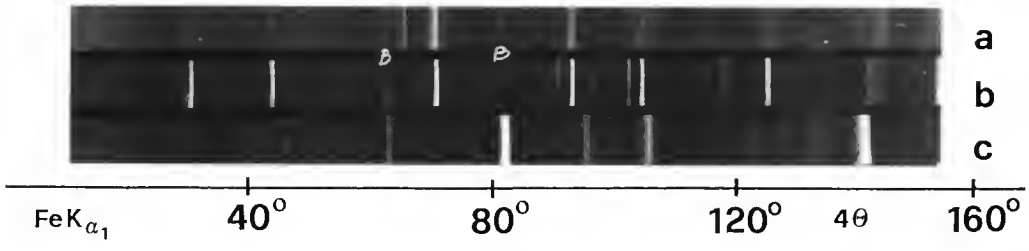


Fig. 4. — Cliché de diffraction aux rayons X (chambre Guinier-Nonius, radiation FeKα_1) : a, la braunite d'un nodule de Nicoya en voie de remplacement par la hollandite; b, la hollandite de Kajlidongri (Inde); c, la braunite (échantillon de référence).

On peut résumer l'évolution des constituants des nodules de la manière suivante : les oxydes à prédominance de Mn^{4+}, pauvres en fer, dans un milieu riche en SiO_2, passent progressivement en braunite dont la cristallinité s'améliore au fur et à mesure que l'excès en SiO_2 diminue. Les îlots de MnO_2, qu'il s'agisse de cryptomélane ou de toute autre forme de MnO_2, qui apparaissent dans la masse de braunite faiblement cristallisée ou bien cristallisée, indiquent, dans les nodules de Nicoya, une transformation progressive, sans doute sous l'effet de l'élévation de la température (Roy, 1968); ce passage dans l'évolution minéralogique n'a pas été observé dans les minéralisations de Falotta. Un enrichissement postérieur en MnO_2, sous forme de pyrolusite bien cristallisée en veinules qui traversent la majorité des coupes analysées, précède l'apparition du flux important en MnO_2 chargé de K^+ et Ba^{2+}. Ces termes intermédiaires de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite remplacent progressivement et définitivement la braunite. Durant ce remplacement la braunite passe en braunite II lorsque les tétraèdres de SiO_2 subissent une distorsion et une compression.

Le minerai résultant de ce processus de remplacement est essentiellement constitué par des termes intermédiaires de la série cryptomélane-hollandite ; il est beaucoup plus riche en MnO_2 que les constituants primaires; l'effacement des caractéristiques texturales primaires est total.

Nous avons observé ce processus de remplacement de la braunite-braunite II par les termes de la série cryptomélane-hollandite (fig. 5) dans quelques grandes concentrations manganésifères : Imini (Maroc), Kajlidongri (Inde) et aussi à St. Marcel-Praborna (val d'Aoste, Italie) où l'environnement géologique est très voisin de celui de Falotta. La

déstabilisation de la braunite sous l'action des solutions tardives (STIOPOL, 1963) peut donc être envisagée et considérée comme un processus d'enrichissement en manganèse.

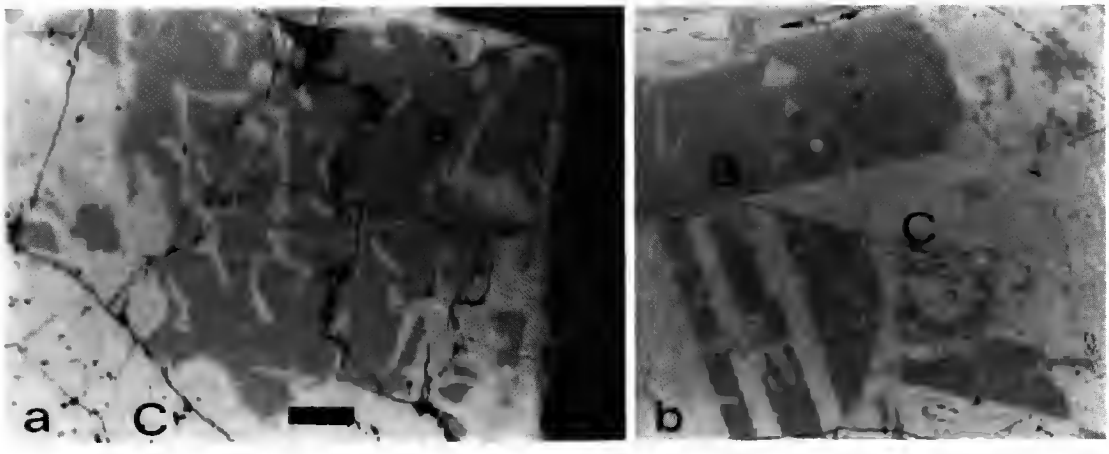


FIG. 5. — Le remplacement de la braunite (B) par des termes intermédiaires de la série cryptomélane-hollandite (C) caractérise aussi bien les minéralisations de Falotta (a) (Grisons, Suisse) que celles de Nicoya (b) (Costa Rica). (Lumière naturelle réfléchie; le tiret = 4 μm.).

CONCLUSIONS

La conservation des caractéristiques texturales primaires des nodules fossiles (souvent très déformés) n'est pas exceptionnelle.

La comparaison de l'évolution minéralogique des constituants des nodules de Nicoya (Costa Rica) avec celle des nodules de Falotta (Grisons, Suisse) appelle de notre part les remarques suivantes :

1. La première étape de l'évolution des constituants est représentée dans les deux cas par une braunite faiblement cristallisée (avec un excès en silice).

2. L'évolution de la braunite est plus nuancée dans les minéralisations de Nicoya qu'à Falotta. On observe dans les plages de braunite des nodules de Nicoya d'importants îlots de MnO_2, qu'il s'agisse de cryptomélane ou de toute autre forme de MnO_2; ce processus de remplacement de la braunite est fonction de la température; dans certaines conditions, le remplacement de la braunite peut être complet.

3. L'envahissement des nodules par les termes de la série isostructurale cryptomélane-hollandite (lié à l'action des solutions tardives) est plus important dans les minéralisations de Nicoya que dans celles de Falotta; la déstabilisation et le remplacement de la braunite par des termes intermédiaires de cette série comptent au nombre des traits qui caractérisent le minerai de Nicoya.

L'extension de ces recherches à d'autres minéralisations est susceptible d'enrichir le schéma de l'évolution minéralogique des constituants des nodules; on peut citer par exemple les minéralisations de Val Ferrera (Grisons, Suisse), où les paramètres géochimiques primaires sont sensiblement différents de ceux de Falotta (NIGGLI, 1950; STUCKY, 1960), ainsi que des minéralisations métamorphisées dans le faciès éclogitique comme celles de St. Marcel-Praborna (MARTIN-VERNIZZI, 1983).

La reconnaissance de constantes qui se retrouvent dans l'évolution minéralogique des concentrations qui, à première vue, nous semblent très différentes, comme celles de Kajlidongri (Inde) et d'Imini (Maroc) (ROY, 1966, 1968; PERSEIL et GIOVANOLI, 1988), doit également élargir le champ de la recherche dans le domaine des hypothèses génétiques.

Remerciements

J'exprime ma gratitude au Professeur R. GIOVANOLI, de l'Université de Berne, pour l'aide constante et amicale apportée dans le domaine de l'analyse aux rayons X.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BURNS, V. M., & R. G. BURNS, 1978. — Post-depositional metal enrichment processes inside manganese nodules from the north equatorial Pacific. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **39** : 341-348.

CRONAN, D. S., 1977. — Deep-sea nodules · Distribution and geochemistry. *In* : Marine Manganese Deposits (G. P. GLASBY édit.). Elsevier Oceanography series. P. 11-44.

DE VILLIERS, J. P. R., 1980. — The crystal structure of braunite II and its relation to bixbyite and braunite. *Am. Miner.*, **65** : 756-765.

DE VILLIERS, P. R., & F. H. HERBSTEIN, 1967. — Distinction between two members of the braunite group. *Am. Miner.*, **52** : 20-30.

FLEISCHER, M., 1964. — Manganese oxide minerals, VIII Hollandite. Advancing frontiers in geology and geophysics : 221-232.

HALBACH, P., H. J. GRUSKY, R. SCHMIDT-EFFING & M. STREBIN, 1982. — Sedimentäre abyssische Manganunollen in kretazischen Radiolariten Costa-Rica. 8. Geowiss Lateinamerika-Koll. Göttingen.

HALBACH, P., & M. ÖZKARA, 1979. — Morphological and geochemical classification of deep-sea ferromanganese nodules and its genetical interpretation. *In* : La genèse des nodules de manganèse (C. LALOU édit.). *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **289** : 77-88.

HALBACH, P., D. PUTEANUS & R. GIOVANOLI, 1988. — Transport and accumulation processes. *In* : The Manganese Nodule Belt of the Pacific Ocean (P. HALBACH, G. FRIEDRICH and U. VON STACKELBERG edit.). Ferdinand Enke Verlag Stuttgart. P. 151-159.

HORN, D. R., B. M. HORN & M. N. DELACH, 1972. — Ferromanganese deposits of the North Pacific. Tech. Rep. n° 1. Off. Int. Decade Ocean Explor. National Sci. Foundation, Washington DC 20 550 : 1-78.

HUEBNER, J. S., 1977. — The manganese oxides — A bibliographic commentary. *In* : Oxide minerals (Douglas RUMBLE, III, ed.) Mineral. Soc. Am. Short Course notes : SH-1, SH-17.

JENKYNS, H. C., 1977. — Fossil nodules. *In* : Marine Manganese Deposits (G. P. GLASBY édit.). Elsevier Oceanography series. P. 87-108.

KUYPERS, E. P., & P. C. DENYER, 1979. — Volcanic exhalative manganese deposits of the Nicoya ophiolite complex. Costa-Rica. *Econ. Geol.*, **74** : 672-678.

LECLAIRE, L., M. CLOCCHIATI, J. P. GIANNESINI & J. P. CAULET, 1977. — Dépôts métallifères dans l'Océan Indien austral; Données nouvelles sur la genèse et la prospection des champs de nodules. *Bull. B.R.G.M.*, **1** : 13-42.

LECLAIRE, L., & E. A. PERSEIL, 1979. — Minéralogie, composition chimique et milieux de sédimentation des concrétions polymétalliques dans l'Océan Indien. *In* : La genèse des nodules de manganèse (C. LALOU édit.). *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **289** : 23-37.

MARGOLIS, S. V., B. K. DUGOLINSKY & W. C. DUDLEY, 1979. — Microchemistry and morphology of biogenic, detrital and authigenic phases in Pacific manganese nodules. *In* : La genèse des nodules de manganèse (C. LALOU édit.). *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **289** : 179-210.

MARTIN-VERNIZZI, S., 1983. — La mine de Praborna (Val d'Aoste, Italie). Une série manganésifère métamorphisée dans le faciès éclogite. Thèse de 3e cycle, Paris, 215 p.

NIGGLI, P., 1951. — Eisen- und Manganerzlagerstätten der Schweizeralpen. *Geologie Mjinbouw.*, **13** : 1-11.

PAUTOT, G., & M. MELGUEN, 1975. — Courants profonds, hiatus sédimentaires et nodules polymétalliques. IX Congrès int. de sédimentologie, Mangin édit. Thème 8 : 57-64.

PERSEIL, E. A., 1968. — Contribution à la métallogénie du manganèse dans la France méridionale. Thèse ès Sciences. Toulouse. 208 p., 18 pl.

— 1987. — Les micronodules dans les noyaux des nodules polymétalliques du Bassin Indien Central. *Can. Mineralogist*, **25** : 589-602.

PERSEIL, E. A., & G. GIOVANOLI, 1988. — Sur la variation de la composition ponctuelle des termes de la série isostructurale : Cryptomélane-Hollandite-Coronadite et les conditions de gisement. *Schweiz. miner. petrogr. Mitt.*, **68** : 113-123.

PERSEIL, E. A., & C. JEHANNO, 1981. — Sur les caractères minéralogiques et géochimiques des nodules polymétalliques du Bassin Indien Central. *Mineral. Deposita*, **16** : 391-407.

PERSEIL, E. A., & L. LATOUCHE, 1989. — Découverte de microstructures de nodules polymétalliques dans les minéralisations manganésifères métamorphiques de Falotta et de Parsettens (Grisons, Suisse). *Mineral. Deposita*, **24** : 111-116.

RENARD, D., 1979. — Étude géochimique de l'incorporation du manganèse et des éléments associés dans les nodules polymétalliques. Thèse ès Sciences, Paris. 246 p.

ROY, S., 1966. — Syngenetic manganese formations of India. Jadavpur University, Calcutta. 210 p.

— 1968. — Mineralogy of the different genetic types of manganese deposits. *Econ. Geol.*, **63** : 760-786.

SOREM, R. K., & R. H. FEWKES. 1977. — Internal characteristics. *In* : Marine Manganese (édit. G. P. GLASBY). Elsevier Oceanography series. P. 147-183.

STEINBERG, M., E. BIIGLER, S. TLIG, Ch. BONNOT-COURTOIS, A. DESPRAIRIES, E. LALLIER-VERGES, M. RIVIÈRE & J. MARCOUX, 1984. — Comparaison des caractéristiques texturales et géochimiques de quelques concrétions ferro-manganésifères récentes et fossiles. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **7, 26** (1) : 15-23.

STIOPOL, V., 1963. — Geochimie, Ed. Didactica si Pedagogica. Bucarest. 285 p.

STUCKY, K., 1960. — Die Eisen -und Manganerze in der Trias des Val Ferrera. *Beitr. geol. Karte Schweiz*, geotechn., Ser. 37.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **13**, 1991,
section C, nos 1-2 : 17-105.

Les Cynodontes (Reptilia, Therapsida) : une phylogénie

par Bernard BATTAIL

Résumé. — L'étude anatomique des Cynodontes conduit à proposer une nouvelle phylogénie de cet infra-ordre de Thérapsides. L'hypothèse présentée ici est fondée sur une analyse cladistique. Les Cynodontes sont étudiés au niveau de la famille. Seuls les caractères crâniens, mandibulaires et dentaires ont été pris en considération.

Mots-clés. — Therapsida. Cynodontia. Phylogénie. Permo-Trias.

Abstract. — The anatomical study of Cynodonts leads to suggest a new phylogeny of this infra-order of Therapsids. The hypothesis presented here is based on a cladistic analysis. Cynodonts are considered at a family level. Only characteristics of the skulls, lower jaws and teeth have been used.

B. BATTAIL, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, Paris 75005.*

INTRODUCTION

Les Cynodontes représentent sans doute le groupe de Reptiles mammaliens qui a été le plus étudié. Néanmoins, en raison peut-être de leur grande diversification qui rend leur étude particulièrement complexe, il subsiste encore d'importants désaccords entre les phylogénies récentes qui en ont été proposées. Le présent article tente de faire le point de la question. Les familles de Cynodontes qui me paraissent devoir être retenues sont brièvement définies, et les relations phylogénétiques entre ces familles sont discutées. Seuls sont pris en considération les caractères crâniens et dentaires, beaucoup mieux connus dans l'ensemble que ceux du squelette post-crânien.

Il n'était pas possible, dans le cadre de ce travail, de fournir une illustration détaillée pour chacune des familles étudiées. Une série de figures, présentées au début de cet article, permettront une meilleure compréhension du texte. Elles rendent compte de l'essentiel de l'anatomie des Cynodontes et montrent quelques exemples des variations morphologiques observées (fig. 1 à 7).

DÉFINITION DES CYNODONTES

Une définition simple des Cynodontes peut être la suivante :

Thériodontes chez lesquels le nasal est en contact avec le lacrymal, et où, corrélativement, le préfrontal est séparé du maxillaire. Le postorbitaire et le préfrontal entrent en contact, excluant le frontal du bord de l'orbite. Le frontal est en contact avec l'extrémité antéro-dorsale de l'épiptérygoïde. Les

postfrontaux ont disparu (comme, il est vrai, chez la majorité des Thérocéphales). Le palais secondaire comporte une importante participation des maxillaires et des palatins. Les ptérygoïdes ne portent pas de dents. L'épiptérygoïde constitue une lame développée antéro-postérieurement (mais ce caractère se retrouve chez certains Thérocéphales). Le prootique émet un processus carré, en contact avec le processus carré de l'épiptérygoïde. Le foramen jugulaire s'ouvre ventralement. Le condyle occipital est réniforme ou franchement dédoublé. Le supraoccipital est étroit, sans contact avec la fosse posttemporale. Le dentaire est très grand et présente une apophyse coronoïde qui s'élève au-dessus des os postdentaires; la face externe de l'apophyse coronoïde porte une fosse massétérine. La lame réfléchie de l'angulaire est réduite. Les dents postcanines ont une structure complexe (ce qui est également le cas chez quelques Thérocéphales).

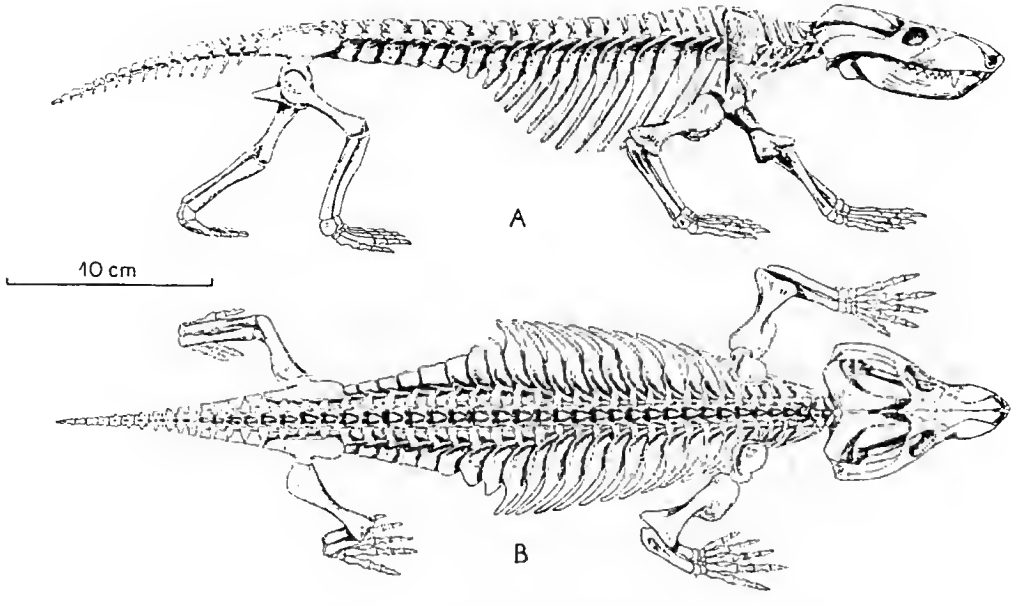


FIG. 1. — Le squelette d'un Cynodonte, *Thrinaxodon liorhinus* (d'après A. S. BRINK, 1954 : *Thrinaxodon* and some other *Lystrosaurus* zone cynodonts in the collection of the National Museum, Bloemfontein. *Navors. nas. Mus.*, Bloemfontein, vol. 1, part 5, fig. 2) : A, vue latérale; B, vue dorsale.

HOPSON et BARGHUSEN (1986, tableau 1, p. 86-88) ont proposé une définition plus détaillée des Cynodontes auxquels ils reconnaissent vingt-huit autapomorphies. Certaines d'entre elles, cependant, me paraissent contestables, et d'autres sont franchement à rejeter : il n'est pas exact, par exemple, que les incisives des Cynodontes soient spatulées (caractère 24). En dépit de ces objections, il reste incontestablement un grand nombre de caractères apomorphes communs à l'ensemble des Cynodontes, et il est important de souligner que ces caractères se retrouvent également chez les Tritylodontidae et chez les Tritheledontidae, que les auteurs anciens classaient à part.

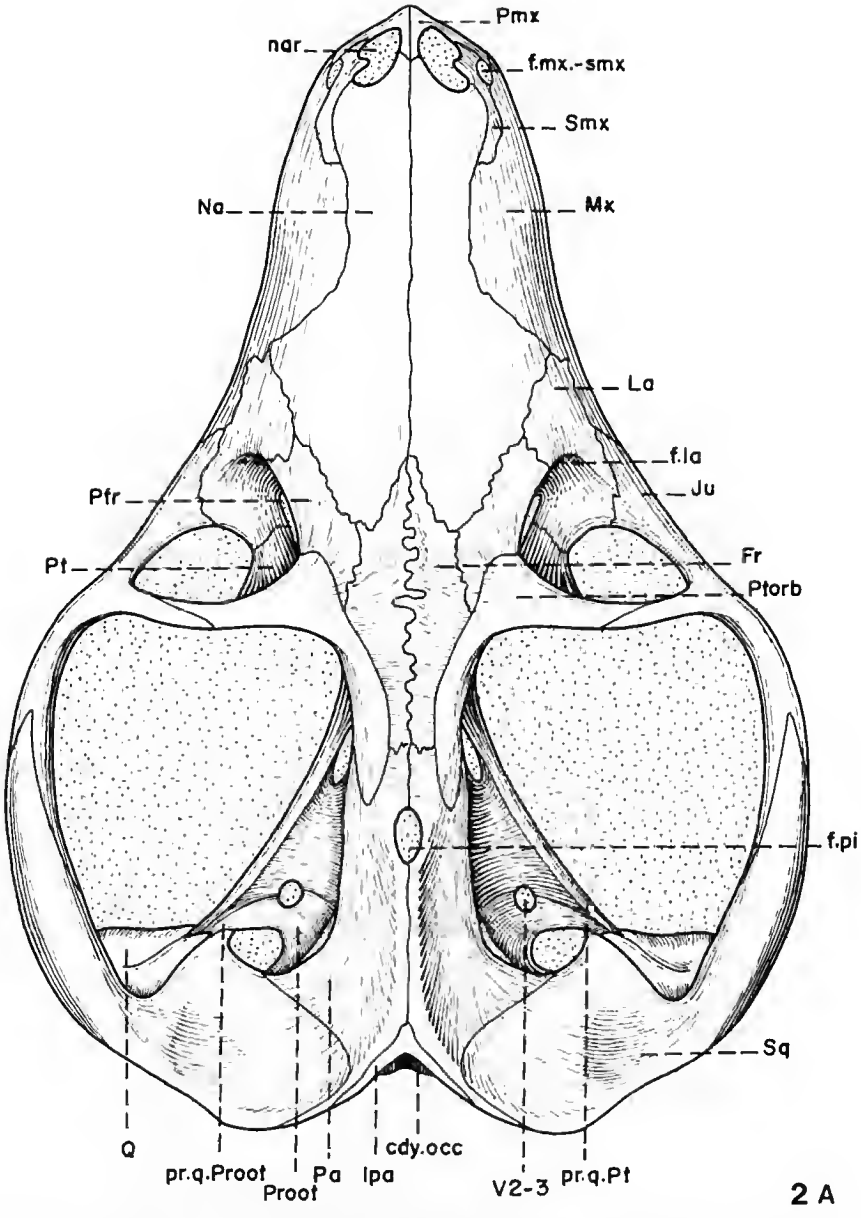
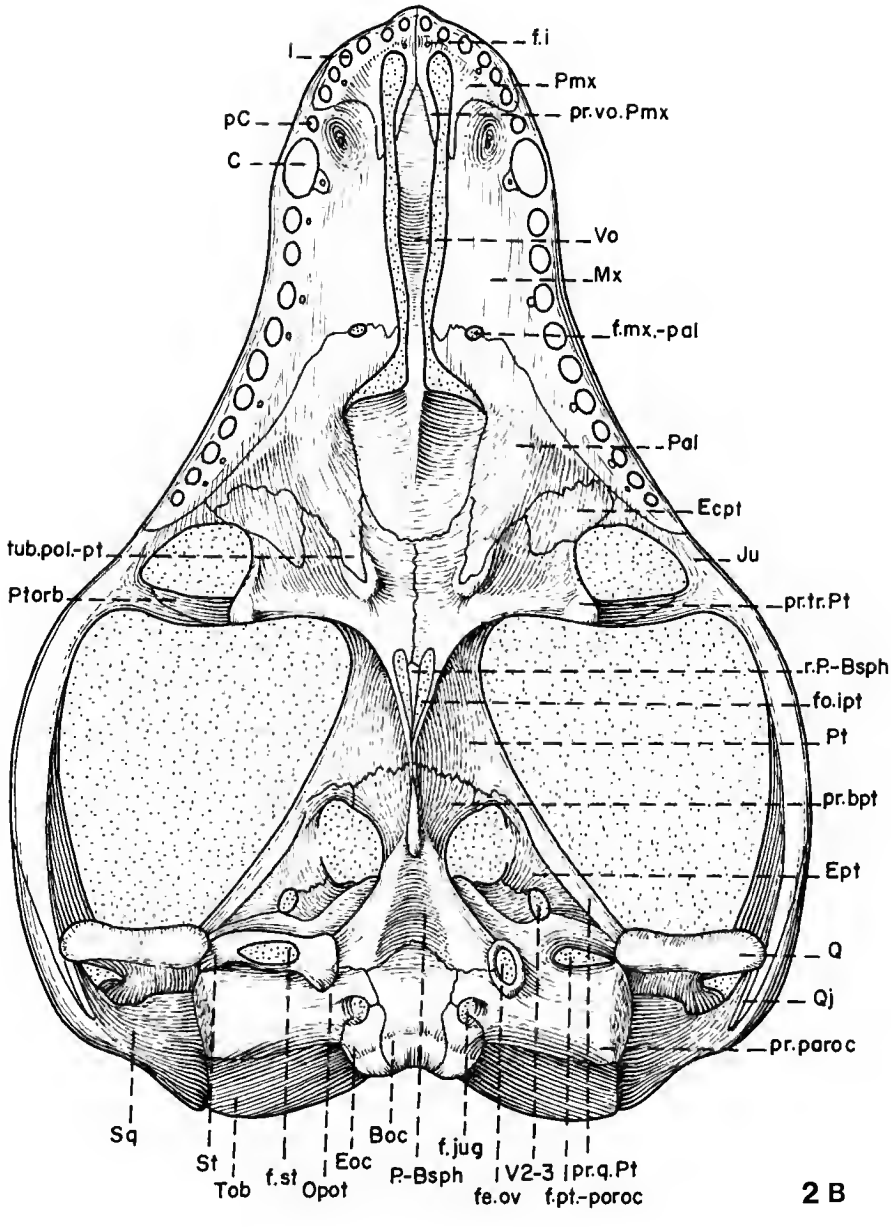
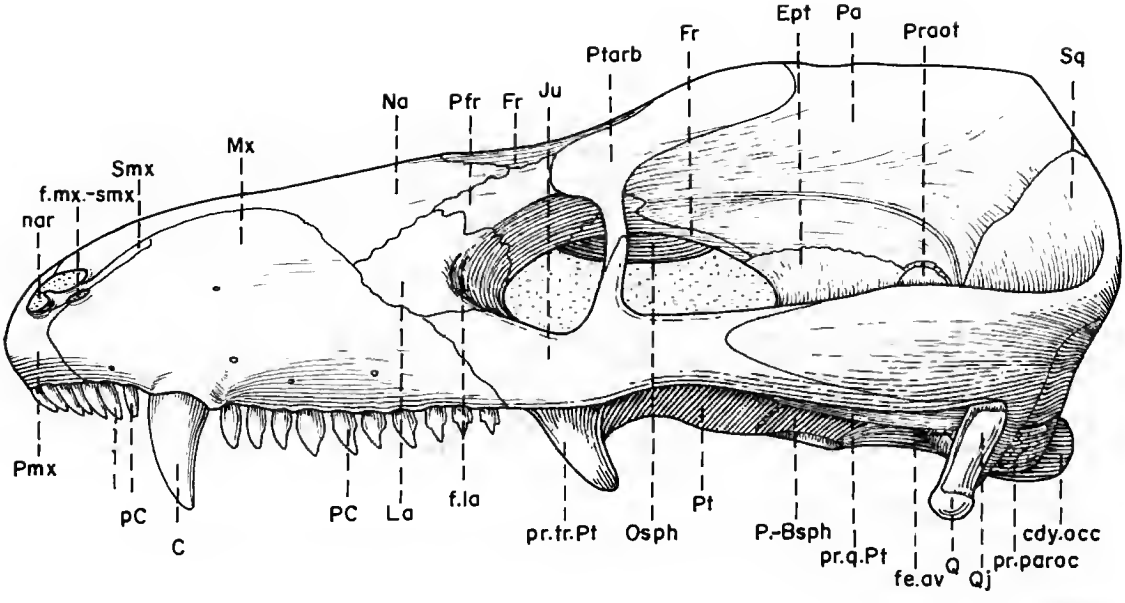


FIG. 2. — Anatomie crânienne et mandibulaire d'un Cynodonte, *Procynosuchus delaharpeae* : A, crâne, vue dorsale; B, crâne, vue ventrale; C, crâne, vue latérale gauche; D, crâne, vue occipitale; E, hémimandibule gauche, vue latérale; F, hémimandibule droite, vue médiane (voir p. 20-22).

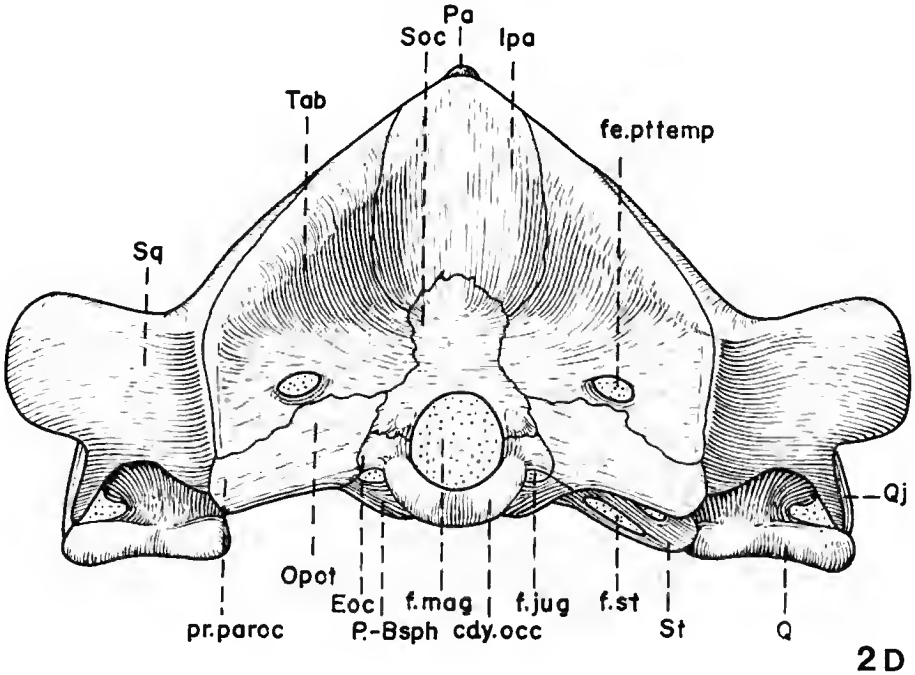
Acor, antécoronoïde?; *Ang*, angulaire; *ap.cor De*, apophyse coronoïde du dentaire, *Art*, articulaire; *Boc*, basioccipital; *C*, canine; *cdy.occ*, condyle occipital; *Cor*, coronoïde; *De*, dentaire; *Ecpt*, ectoptérygoïde; *Eoc*, exoccipital; *Ept*, épiptérygoïde; *f.i*, foramen incisif; *f.jug*, foramen jugulaire; *f.la*, foramen lacrymal; *f.mag*, foramen magnum; *f.mx.-pal*, foramen maxillo-palatin; *f.mx.-smx*, foramen maxillo-septomaxillaire; *f.pi*, foramen pinéal; *f.pt.-paroc*, foramen ptérygo-paroccipital; *f.st*, foramen stapédial; *fe.ov*, fenêtre ovale; *fe.pttemp*, fenêtre posttemporale; *fo.ipt*, fosse interptérygoïdienne; *fo. mas.De*, fosse massétérine du dentaire; *Fr*, frontal; *I*, incisive; *Ipa*, interpariétal; *Ju*, jugal; *La*, lacrymal; *lm.ref.Ang*, lame réfléchie de l'angulaire; *Mx*, maxillaire; *Na*, nasal; *nar*, narine; *Opot*, opisthotique; *Osph*, orbitosphénoïde; *P.-Bsph*, para-basisphénoïde; *Pa*, pariétal; *Pal*, palatin; *Part*, préarticulaire; *pC*, précanine; *PC*, postcanine; *Pfr*, préfrontal; *Pmx*, prémaxillaire; *pr.bpt*, processus basiptérygoïdien; *pr.paroc*, processus paroccipital, *pr.q.Proot*, processus carré du prootique; *pr.q. Pt*, processus carré du ptérygoïde; *pr.tr.Pt*, processus transverse du ptérygoïde; *pr.vo.Pmx*, processus vomérin du prémaxillaire; *Proot*, prootique; *Pt*, ptérygoïde; *Ptorb*, postorbitaire; *Q*, carré; *Qj*, quadratojugal; *r.P.-Bsph*, rostre du para-basisphénoïde; *Sang*, surangulaire; *Smx*, septomaxillaire; *Soc*, supraoccipital; *Spl*, splénial; *Sq*, squamosal; *St*, stapes; *Tab*, tabulaire; *tub.pal.-pt*, tubercule palato-ptérygoïdien; *Vo*, vomer; *V2-3* foramen des branches maxillaire et mandibulaire du nerf trijumeau.


f.i
I
Pmx
pr.vo.Pmx
pC
C
Vo
Mx
f.mx.-pal
Pal
Ecpt
tub.pol.-pt
Ju
Ptorb
pr.tr.Pt
r.P.-Bsph
fo.ipt
Pt
pr.bpt
Ept
Q
Qj
pr.paroc
Sq
St
Tob
f.st
Opot
Eoc
Boc
P.-Bsph
f.jug
fe.ov
V2-3
f.pt.-poroc
pr.q.Pt

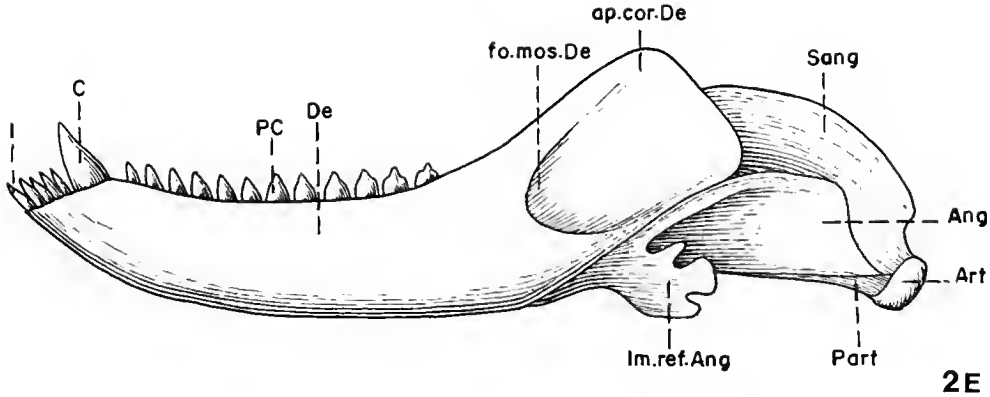
2 B


Ept
Pa
Praot
Fr
Ptarb
Sq
Na
Pfr
Fr
Ju
Mx
Smx
f.mx.-smx
nar
Pmx
pC
C
PC
La
f.la
pr.fr.Pt
Osph
Pt
P.-Bsph
pr.q.Pt
fe.av
Q
Qj
pr.paroc
cdy.occ

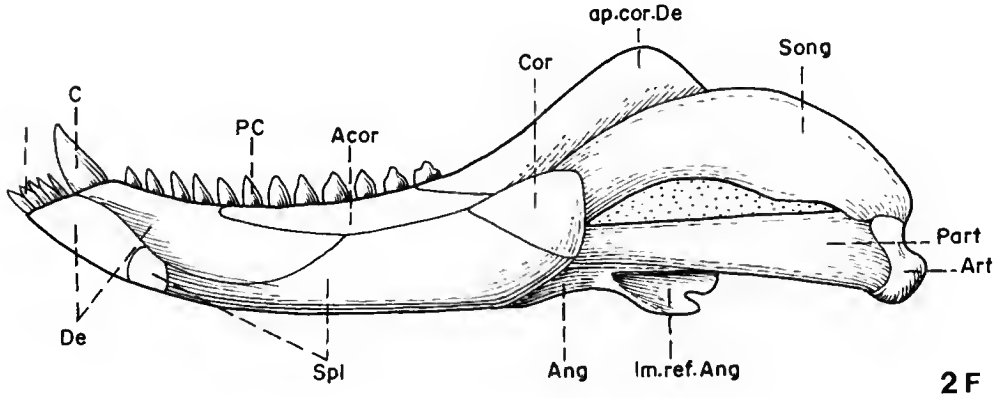
2 C


Pa
Soc
Ipa
Tab
fe.pttemp
Sq
Qj
Opot
Eoc
f.mag
f.jug
f.st
pr.paroc
P.-Bsph
cdy.occ
St
Q

2 D



2E



2F

I — LES CYNODONTES MAL CONNUS DU PERMIEN SUPÉRIEUR D'AFRIQUE DU SUD : *SCALOPOCYNODON* ET LES SILPHEDESTIDAE

Dans ce chapitre seront envisagés les plus contestables des Cynodontes du Permien supérieur, *Scalopocynodon* d'une part, et les Silphedestidae d'autre part. Pour Hopson et Kitching (1972 : 72), il ne s'agirait que d'individus juvéniles du Procynosuchidé *Procynosuchus delaharpeae*.

A — Le genre **SCALOPOCYNODON**

L'unique spécimen qui lui serait attribuable — un crâne avec sa mandibule — a été étudié par la méthode des usures sériées et est donc complètement détruit. Dans la mesure où on peut se fier à la description que donne Brink (1961) de cet unique spécimen, qu'il nomme

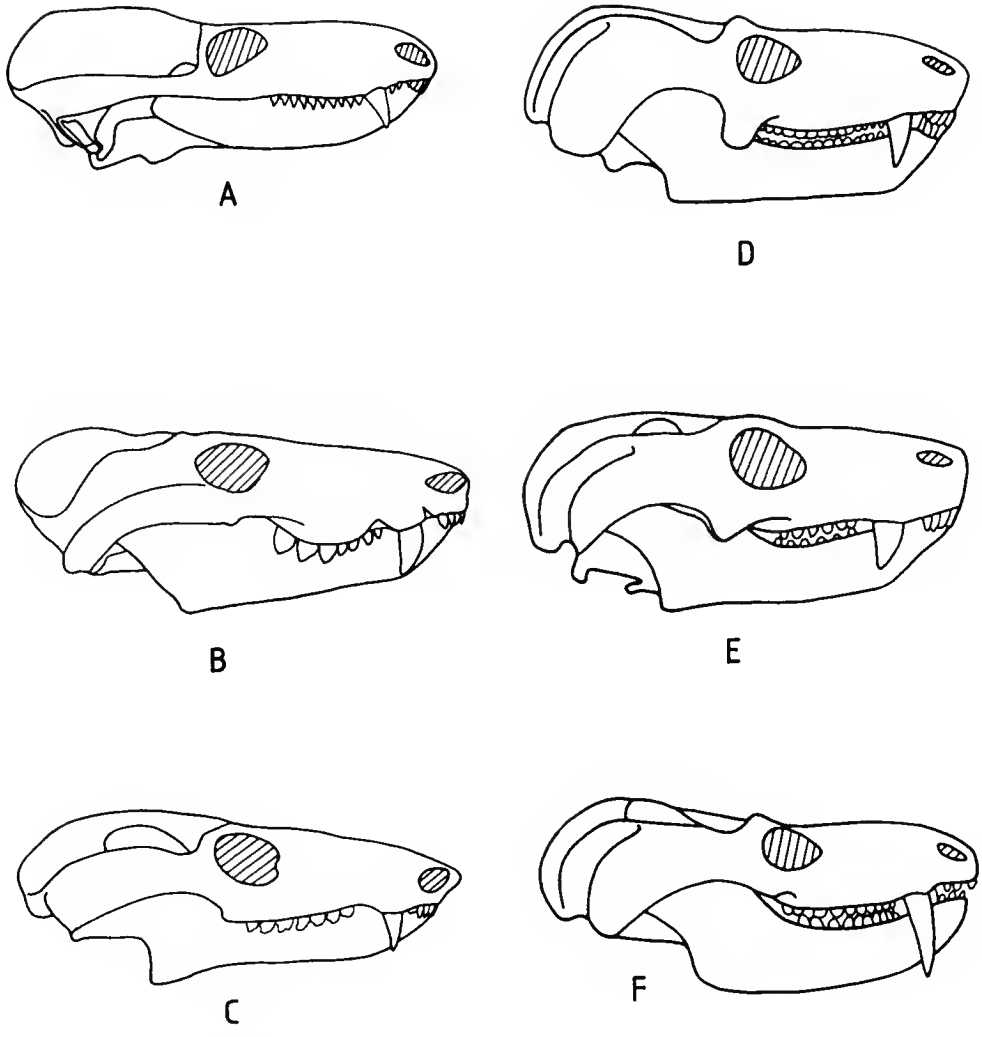


FIG. 3. — Quelques aspects de la variation morphologique du crâne des Cynodontes. Vues latérales schématiques montrant différents types de développement du jugal (échelles diverses, tous les crânes étant ramenés à la même longueur) : A, jugal de forme simple (le Procynosuchidé *Procynosuchus*); B, jugal portant un faible tubercule ventral (le Cynognathidé *Cynognathus*); C, jugal formant, avec l'arrière du maxillaire, un court processus (le Chiniquodontidé *Probelesodon*); D, jugal formant un très fort processus descendant (le Diadémodontidé *Diademodon*); E, jugal formant un fort processus descendant (le Trirachodontidé *Trirachodon*); F, jugal portant un faible tubercule ventral, situé plus haut que le bord alvéolaire du maxillaire (le Traversodontidé *Pascualgnathus*).

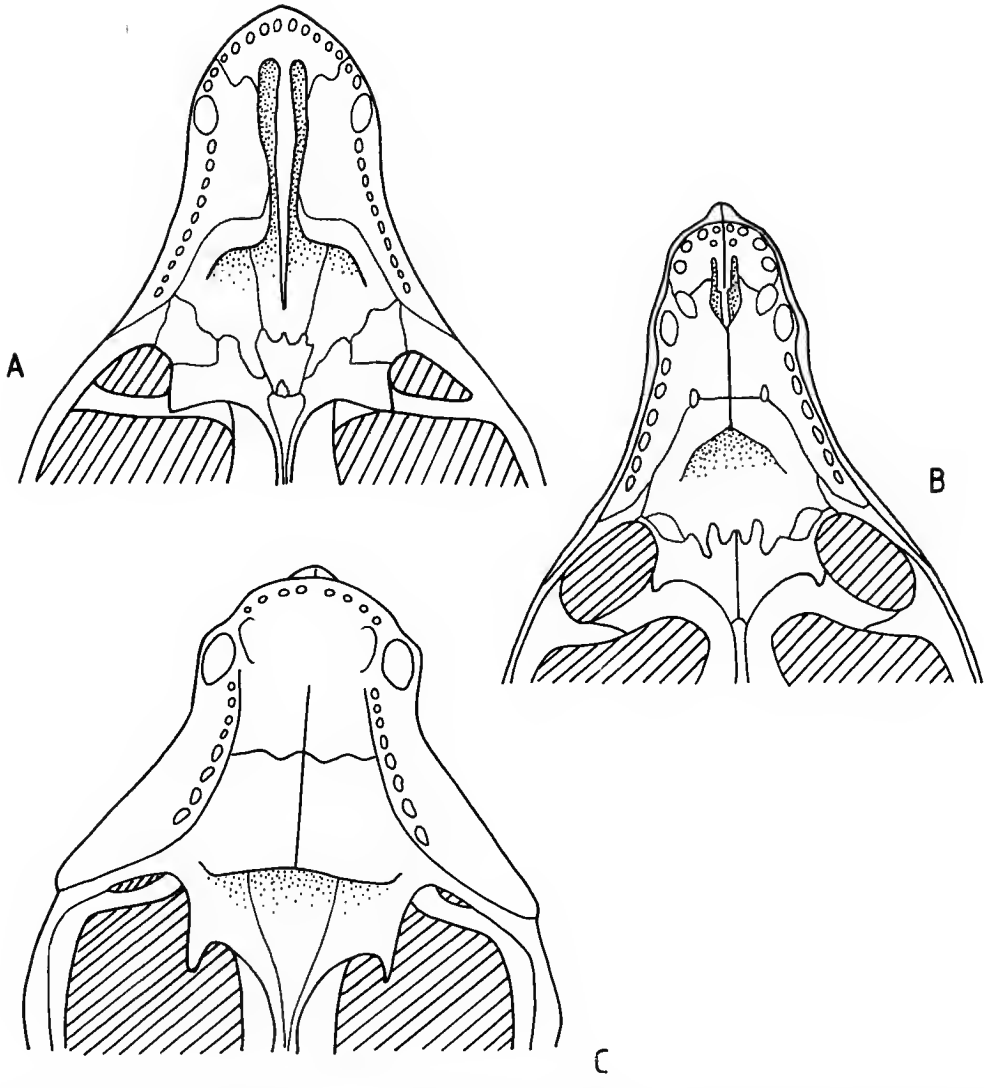


FIG. 4. — Quelques aspects de la variation morphologique du palais des Cynodontes (échelles diverses) : A, palais secondaire ouvert (le Procynosuchidé *Procynosuchus*); B, palais secondaire fermé (le Thrinaxodontidé *Thrinaxodon*); C, palais secondaire fermé, à très grand développement postérieur, au-delà des dernières postcanines (le Chiniquodontidé *Chiniquodon*).

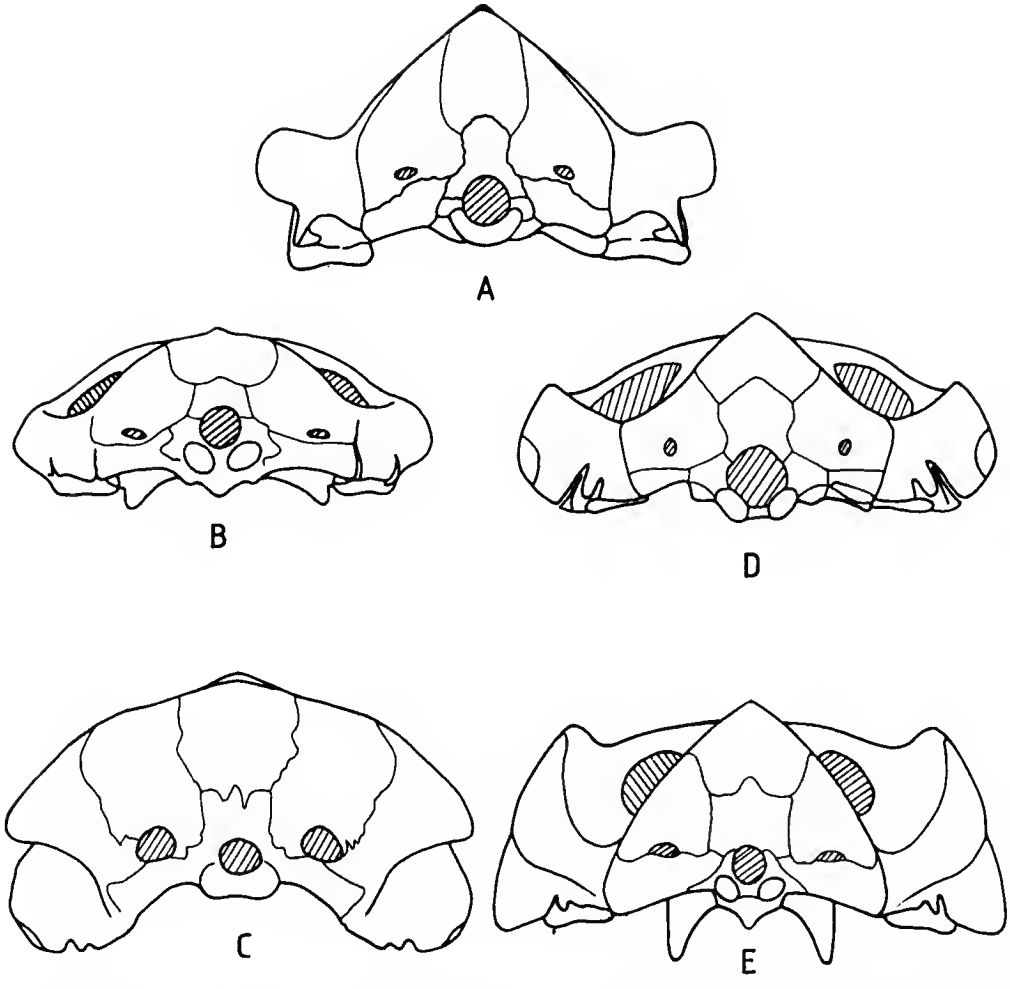


FIG. 5. — Quelques aspects de la variation morphologique du crâne des Cynodontes (faces occipitales; échelles diverses) : A, faible concavité dorsale entre l'occiput proprement dit et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique (le Procynosuchidé *Procynosuchus*); B, très faible concavité dorsale entre l'occiput proprement dit et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique (le Galésauridé *Galesaurus*); C, passage régulier, sans aucune échancrure, du bord dorsal de l'occiput proprement dit au bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique (le Cynognathidé *Cynognathus*); D, échancrure dorsale peu profonde entre l'occiput proprement dit et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique (le Thrinaxodontidé *Thrinaxodon*); E, échancrure dorsale profonde entre l'occiput proprement dit et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique (le Diadémodontidé *Diademodon*).

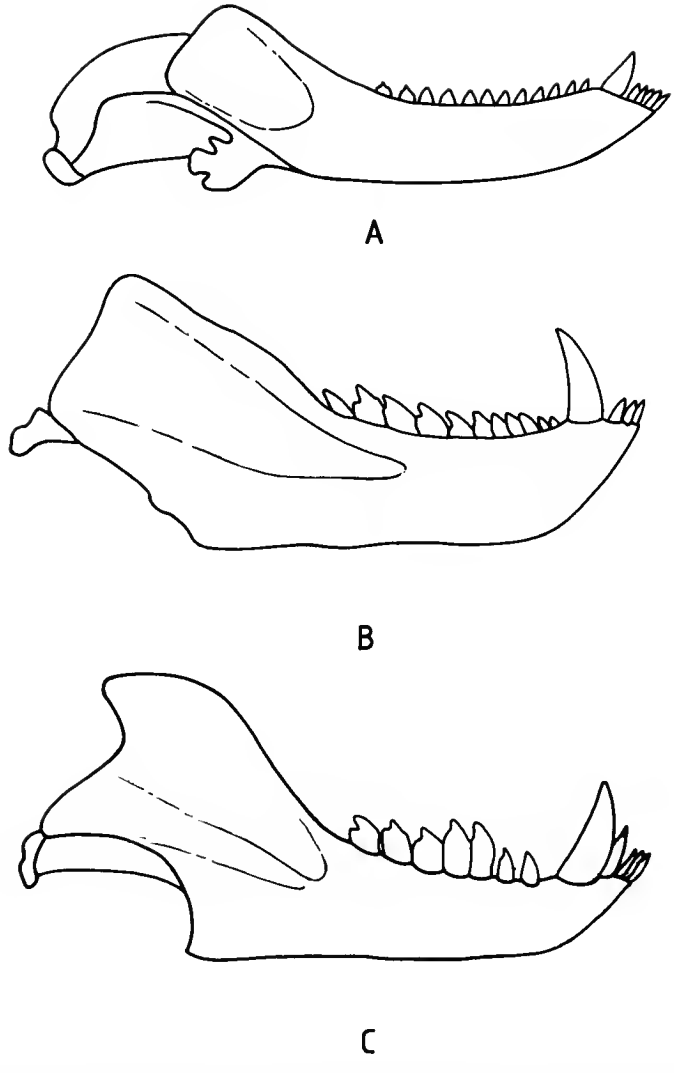


FIG. 6. — Quelques aspects de la variation morphologique de la mandibule des Cynodontes (hémimandibules droites, ramenées à la même longueur; échelles diverses) : A, dentaire modérément développé, os postdentaires bien apparents (le Procynosuchidé *Procynosuchus*); B, dentaire très développé, mais sans processus nettement différenciés; os postdentaires réduits (le Cynognathidé *Cynognathus*); C, dentaire très développé, avec apophyse coronoïde, processus articulaire et région angulaire bien différenciés; os postdentaires réduits (le Chiniquodontidé *Probelesodon*).

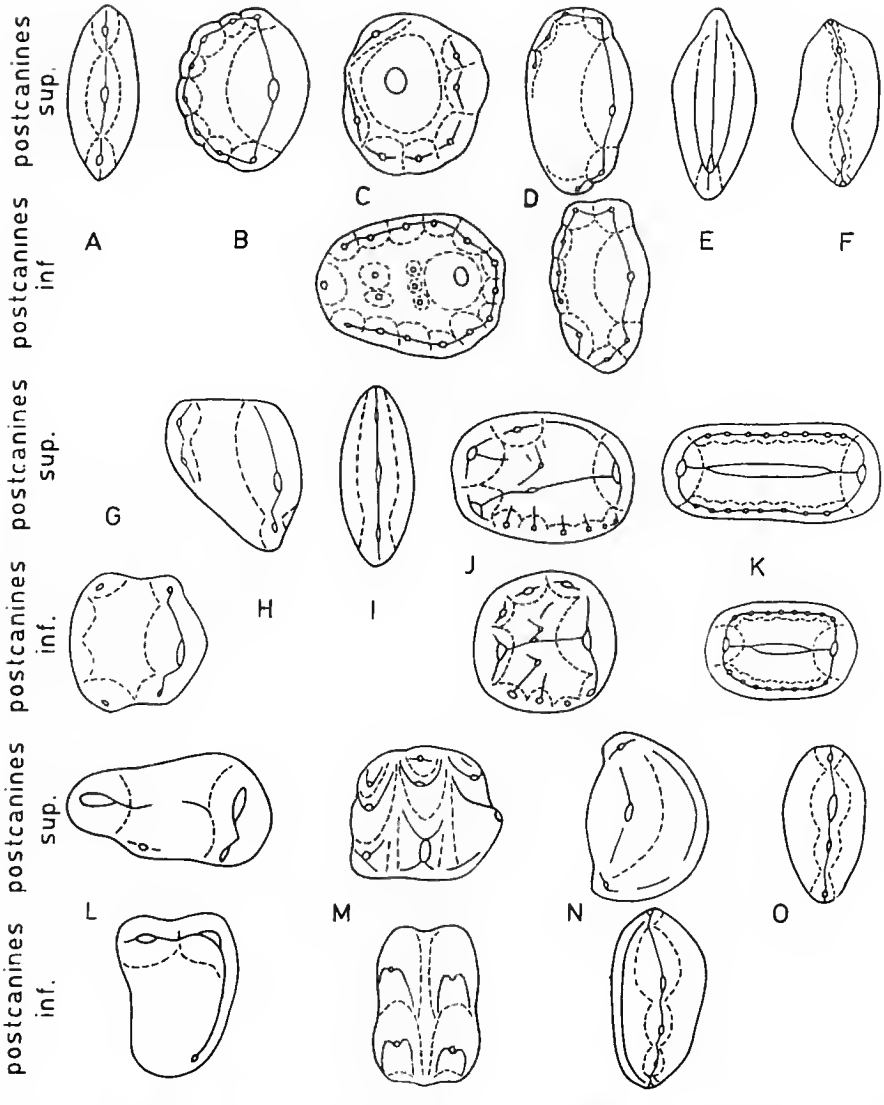


FIG. 7. — Quelques aspects de la variation morphologique des postcanines des Cynodontes. Vues occlusales très schématiques.

On a représenté des postcanines supérieures gauches et des postcanines inférieures droites. Par suite, pour chaque dent, le bord antérieur est en haut, le bord labial, à droite, et le bord lingual, à gauche. Les dents ont été ramenées à des dimensions voisines, et sont donc à des échelles très diverses.

A, le Silphédestidé *Silphedestes*; B, le Procynosuchidé *Procynosuchus*; C, le Dviniidé *Dvinia*; D, le Thrinaxodontidé *Thrinaxodon*; E, le Galésauridé *Galesaurus*; F, le Cynognathidé *Cynognathus*; G, le Chiniquodontidé *Cromptodon*; H, le Chiniquodontidé *Aleodon*; I, le Chiniquodontidé *Probainognathus*; J, le Diadémodontidé *Diademodon*; K, le Trirachodontidé *Trirachodon*; L, les Traversodontidés *Andescynodon* (postcanine supérieure); et *Pascualgnathus* (postcanine inférieure); M, le Tritylodontidé *Kayentatherium*; N, le Trithélédontidé *Pachygenelus*; O, le Thérioherpétidé *Theriohepeton*.

Scalopocynodon gracilis, cet animal présenterait une association de caractères tout à fait originale, justifiant une place particulière dans la phylogénie des Cynodontes.

Diagnose du genre *Scalopocynodon* Brink, 1961. — Cynodonte très primitif par l'existence d'un contact entre préfrontal et maxillaire et par la présence d'une dent ptérygoïdienne vestigiale. Toit crânien bas, dépourvu de crête sagittale. Arcades zygomatiques et barres postorbitaires incomplètes. Palais secondaire typique des Cynodontes primitifs, constitué par les lames palatales des prémaxillaires, maxillaires et palatins, qui laissent subsister une fente médiane. Fissure développée entre ectoptérygoïde et palatin. Présence d'une fosse interptérygoïdienne. Contact lâche, non sutural, entre les ptérygoïdes et le basisphénoïde. A la mandibule, dentaire relativement petit, à apophyse coronoïde peu développée, s'élevant à peine au-dessus du bord supérieur du surangulaire. La formule dentaire supérieure comporte sept incisives supérieures par demi-mâchoire, contre seulement quatre incisives inférieures. Il n'y a pas de précanines. Canines très fortes. La canine supérieure de remplacement, située antérieurement à la canine fonctionnelle de la génération dentaire précédente, atteint un grand développement avant que cette dernière ne tombe. Assez nombreuses postcanines.

Relations phylogénétiques de *Scalopocynodon*

Selon Hopson et Kitching (1972 : 72), *Scalopocynodon gracilis* tomberait en synonymie avec *Procynosuchus delaharpeae*. Il n'est évidemment plus possible de discuter de l'anatomie de *Scalopocynodon gracilis*, dont l'unique spécimen a été détruit. On peut toutefois remarquer que *Scalopocynodon* provient de la zone à *Cistecephalus* (Kitching, 1977 : 68), ce qui en fait une forme plus ancienne que *Procynosuchus* ou que tout autre Cynodonte d'Afrique du Sud.

Si nous nous en tenons à la définition des Cynodontes telle qu'elle a été donnée plus haut, *Scalopocynodon* serait un « pré-Cynodonte » plutôt qu'un Cynodonte : plusieurs des caractères apomorphes des Cynodontes — le contact entre nasal et lacrymal, la perte des dents ptérygoïdiennes — n'y sont en effet pas réalisés. Mais la plupart des autres caractères sont bien des caractères de Cynodontes ; le palais secondaire presque refermé dans le plan sagittal, les relations entre le palatin, l'ectoptérygoïde et le ptérygoïde — sans fosse sous-orbitaire —, le condyle occipital dédoublé, la lame réfléchie de l'angulaire, simple et de dimensions réduites, etc. En revanche, il n'y a pas chez *Scalopocynodon* de caractères apomorphes propres aux Thérocéphales. Enfin, les caractères dentaires très particuliers et la réduction des barres postorbitaires et des arcades zygomatiques représentent les autapomorphies de *Scalopocynodon*.

En définitive, il paraît donc logique de considérer *Scalopocynodon* comme un Cynodonte même si cela conduit à modifier la définition qu'on a donné initialement de ces derniers. Mais c'est alors le plus plésiomorphe des Cynodontes, celui qui se détache le premier du tronc qui conduit à tous les autres.

B — Les Silphedestidae

La famille des Silphedestidae a été définie pour la première fois par Haughton et Brink (1954 : 157-158) qui y ont rangé les trois genres *Silphedestes*, *Silphedocynodon* et *Protocynodon*. Il devait cependant être prouvé ultérieurement que *Protocynodon* appartient aux Procynosuchidae (Mendrez, 1972). Quant aux genres *Silphedestes* et *Silphedocynodon*, ils ont été très

souvent classés parmi les Thérocéphales Scaloposauridae (WATSON et ROMER, 1956 : 75-76; HUENE, 1956 : 323; LEHMAN, 1961*b* : 254, 256). Les auteurs soviétiques ont reconnu le famille des Silphedestidae, mais ils la rattachent eux aussi aux Thérocéphales (V'JUŠKOV, 1964*b* : 283; TATARINOV, 1977). Enfin, HOPSON et KITCHING (1972) considèrent *Silphedestes* et *Silphedocynodon* comme des individus jeunes du Procynosuchidé *Procynosuchus delaharpeae*. Ce point de vue est implicitement admis par KEMP (1982), pour qui la famille des Silphedestidae n'existe pas. Cette variété des opinions peut s'expliquer par la pauvreté du matériel qui est, en outre, mal conservé et incomplètement préparé.

Pour ma part, en dépit des nombreuses incertitudes qui subsistent sur bien des points de l'anatomie de ces animaux, j'estime que les Silphedestidae ne peuvent en aucun cas être rattachés aux Thérocéphales, et qu'il est très peu vraisemblable qu'il s'agisse de Procynosuchidae juvéniles, ce qui supposerait des transformations considérables au cours de la croissance. Je reconnais donc, au moins provisoirement, la validité de la famille des Silphedestidae, à laquelle j'attribue les genres *Silphedestes* et *Silphedocynodon*, ainsi que le genre *Mygalesaurus*, placé lui aussi en synonymie avec *Procynosuchus delaharpeae* par HOPSON et KITCHING (1972).

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES SILPHEDESTIDAE Haughton et Brink, 1954. — Très petits Cynodontes primitifs. Le museau est long, la région temporale courte ou très courte. Le toit crânien s'abaisse dans la région temporale. Il n'y a ni crête sagittale, ni foramen pinéal. Les arcades zygomatiques sont réduites, les barres postorbitaires, incomplètes ou absentes. Les nasaux s'élargissent postérieurement; ils présentent de longs contacts avec les lacrymaux, qui s'étendent loin sur la face. Le palais secondaire, bien développé, n'est pas complètement fermé et laisse subsister une fissure médiane. Une fosse interptérygoïdienne est présente. La denture supérieure comporte de nombreuses incisives et précanines. Les canines sont faibles. Les postcanines, pour la plupart tricuspides, ne possèdent pas de cingulum interne à cuspides; elles ne sont pas incurvées vers l'arrière. A la mandibule, le dentaire, relativement peu développé, présente une symphyse très longue et fuyante et une branche montante faible, s'élevant peu au-dessus de la branche horizontale.

Précisons que certains des caractères mentionnés dans cette définition — notamment ceux qui ont trait à la structure du palais secondaire — restent incertains car ils n'ont pas pu être observés chez toutes les espèces.

COMPOSITION DE LA FAMILLE

Je retiens trois genres monospécifiques : *Silphedestes, Silphedocynodon* et *Mygalesaurus*.

Silphedestes polyodon Broom, 1949, *Silphedocynodon gymnotemporalis* Brink, 1951, et *Mygalesaurus platyceps* Broom, 1942, proviennent tous trois de la zone à *Daptocephalus* (Permien terminal), Province du Cap, Afrique du Sud.

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES SILPHEDESTIDAE

Les Silphedestidae ne sont pas des Thérocéphales, comme le prouve l'existence d'un contact entre nasal et lacrymal, ainsi que l'absence de fosse sousorbitaire (qui n'est établie, cependant, que chez *Silphedestes*, le seul Silphedestidé dont la face palatale du crâne soit connue). Certains des caractères des Silphedestidae pourraient à la rigueur passer pour des

traits de Procynosuchidae juvéniles : ce pourrait être le cas du nombre important des précanines et de la faiblesse des canines, et même peut-être de l'absence de crête sagittale ; néanmoins, s'il est établi que la crête sagittale des Procynosuchidae se développe au cours de la croissance, il n'est pas du tout certain en revanche que leurs individus jeunes en soient totalement dépourvus. D'autres caractères éloignent plus nettement les Silphedestidae des Procynosuchidae. Parmi ceux-ci, cependant, la réduction des barres postorbitaires et des arcades zygomatiques pourrait être contestée, et être attribuée au mauvais état de conservation des spécimens. L'absence de foramen pinéal pourrait être niée elle aussi, et mise sur le compte d'une mauvaise interprétation des toits crâniens, effectivement érodés et déformés. Mais il reste certain que la structure des postcanines des Silphedestidae est différente de celle des Procynosuchidae. En vue externe, les postcanines tricuspides des Silphedestidae montrent un développement égal des cuspides accessoires antérieure et postérieure à la cuspide principale ; ces trois cuspides forment ensemble un tranchant longitudinal. Chez les Procynosuchidae, les postcanines sont également tricuspides en vue externe, mais les cuspides accessoires antérieure et postérieure ne sont que les éléments extrêmes d'une série de petites cuspides portées par un cingulum lingual. Un tel cingulum n'existe pas chez *Silphedestes*, le seul Silphédestidé dont la face linguale des postcanines nous soit connue. Un dernier point mérite d'être signalé : *Silphedestes*, *Silphedocynodon* et *Mygalesaurus* sont représentés par des spécimens de tailles voisines, mais de proportions différentes. Comment pourraient-ils être tous trois des individus juvéniles d'une seule et même espèce, *Procynosuchus delaharpeae*?

Après avoir admis que les Silphedestidae sont bien des Cynodontes, et qu'ils sont distincts des Procynosuchidae, il reste à les situer à l'intérieur du groupe des Cynodontes. Les Silphedestidae se distinguent de *Scalopocynodon* et se rapprochent de tous les autres Cynodontes par un contact entre nasal et lacrymal. Néanmoins, par rapport à tous ces Cynodontes chez lesquels le contact entre nasal et lacrymal est établi, ils restent plus plésiomorphes par l'absence de crête sagittale, par le nombre important de leurs précanines, et par la morphologie encore très simple de leurs postcanines. On leur trouve en revanche deux apomorphies particulières, la disparition du foramen pinéal et la régression des barres postorbitaires et des arcades zygomatiques. Tout ceci conduit à suggérer que les Silphedestidae représentent le groupe-frère de l'ensemble des autres Cynodontes ayant un contact entre le nasal et le lacrymal. Cependant, une autre hypothèse consisterait à privilégier un autre caractère, la régression des arcs, ce qui inciterait alors à rapprocher *Scalopocynodon* des Silphedestidae. Mais cela supposerait nécessairement que le contact entre nasal et lacrymal se soit établi deux fois de manière indépendante, une fois pour les Silphedestidae (qui seraient le groupe-frère de *Scalopocynodon*, où ce contact n'existe pas), et une fois pour les autres Cynodontes. Or il est plus facile d'admettre que puisse apparaître par parallélisme une simple régression des arcs, plutôt qu'un changement dans les rapports entre les os du toit crânien, qui implique un réaménagement bien plus profond des structures anatomiques. Nous tiendrons donc pour plus plausible le cladogramme qui fait de *Scalopocynodon* le groupe-frère de toutes les formes ayant un contact entre nasal et lacrymal.

II — LES PROCYNOSUCHIDAE, LES DVINIIDAE ET LE GENRE *PARATHRINAXODON*

Une conception ancienne, néanmoins reprise assez récemment par HOPSON et KITCHING (1972) consistait à rattacher à la famille essentiellement sud-africaine des Procynosuchidae les Cynodontes primitifs de Russie appartenant au genre *Dvinia*. Dans cette acceptation large, les Procynosuchidae sont définis ainsi par HOPSON et KITCHING (1972 : 72) :

« Famille Procynosuchidae Broom, 1948.

« Inclut : Silphedestidae Haughton et Brink, 1954; Dviniidae Tatarinov, 1968a.

« Cynodontes primitifs avec cinq incisives ou plus, de petites dents maxillaires « précanines » en avant de la canine agrandie, et des dents postcanines postérieures avec un cingulum lingual saillant; le dentaire est petit, avec un processus coronoïde bas, pas d'angle, et avec une fosse massétérine limitée à la portion postéro-dorsale de l'os; les plaques palatales des maxillaires et des palatins ne se rejoignent pas dans la ligne médiane de sorte que le palais secondaire est incomplet; fosses interptérygoïdiennes habituellement présentes; côtes normales, manquant d'expansions en plaques. »

Il apparaît immédiatement que cette définition n'inclut que des caractères plésiomorphes pour les Cynodontes, à l'exception de celui qui porte sur la structure des postcanines. Or la description que HOPSON et KITCHING donnent de ces postcanines ne s'applique en réalité qu'aux Procynosuchidae au sens strict, et non pas aux Silphedestidae, ni au genre *Dvinia*. Chez *Dvinia*, d'autre part, le palais secondaire est complètement fermé au niveau des maxillaires et des palatins. Il ressort donc que *Dvinia* doit être séparé des Procynosuchidae et placé dans une famille particulière, les Dviniidae, que l'on peut aisément caractériser, comme on le verra, par toute une série d'autapomorphies.

Dans ce chapitre, on traitera successivement des Procynosuchidae et des Dviniidae. On analysera ensuite les rapports de ces deux familles entre elles et avec les autres Cynodontes. On examinera enfin le cas d'un genre mal connu de Cynodontes primitifs, *Parathrinaxodon*, qui a été parfois classé parmi les Procynosuchidae.

A — LES PROCYNOSUCHIDAE

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES PROCYNOSUCHIDAE Broom, 1948. — Cynodontes primitifs dont le palais secondaire osseux est incomplet : les lames palatales des maxillaires et des palatins ne se rejoignent pas dans le plan sagittal et laissent une lacune médiane. Il subsiste une fosse interptérygoïdienne. Les foramens jugulaires sont apparents en vue occipitale. Le condyle occipital est bilobé. Les quadratojugaux sont observables sur toute leur hauteur en vues occipitale et latérale. Les bords ventraux des carrés se situent plus bas que le bord ventral du condyle occipital. La mandibule montre un dentaire relativement peu développé dont le processus coronoïde, faible, s'élève peu au-dessus du bord supérieur du surangulaire. La denture supérieure comporte au moins une précanine par demi-mâchoire. Les postcanines postérieures présentent, en vue latérale, une forte cuspide principale et deux petites cuspides accessoires respectivement antérieure et postérieure à la cuspide principale. En vue occlusale, ces cuspides accessoires apparaissent comme les éléments extrêmes d'une série de cuspides occupant un cingulum lingual; ce sont les deux cuspides les plus développées de cette série. Les cuspides cingulaires sont d'autant plus faibles, et le cingulum est d'autant plus réduit, que la postcanine occupe un rang plus antérieur : la première postcanine, qui présente un cingulum lingual lisse, paraît généralement caniniforme en vue latérale.

Ainsi définis, les Procynosuchidae ne peuvent inclure ni les Silphedestidae, ni le genre russe *Dvinia*, ni le genre tanzanien *Parathrinaxodon*.

Composition de la famille des Procynosuchidae

La famille des Procynosuchidae comporte à mon avis trois genres relativement bien établis : *Procynosuchus*, avec deux espèces valides, *Procynosuchus delaharpeae* et *Procynosuchus rubidgei*, *Nanictosuchus*, représenté par une seule espèce, *Nanictosuchus melinodon*, et *Uralocynodon*, représenté par une seule espèce, *Uralocynodon tverdokhlebovae*.

De *Procynosuchus delaharpeae* Broom, 1937, seraient synonymes : *Aelurodraco microps* Broom et Robinson, 1948*a*; *Leavachia duvenhagei* Broom, 1948; *Galeophrys kitchingi* Broom, 1948; *Galecranium liorhynchus* Broom, 1948; *Leavachia microps* (Broom et Robinson, 1948*a*) Brink et Kitching, 1951*a*; *Leavachia gracilis* Brink et Kitching, 1951*a*.

L'essentiel du matériel qui peut être rapporté à *Procynosuchus delaharpeae* provient de la zone à *Daptocephalus* de la Province du Cap et de l'État Libre d'Orange, Afrique du Sud. Un crâne incomplet provenant de la partie supérieure de la Formation de Kawinga, Tanzanie, a été décrit par Huene (1950) comme *Procynosuchus* cf. *delaharpeae*.

Procynosuchus rubidgei Broom, 1938, est connu dans les couches de la zone à *Daptocephalus* de la Province du Cap, Afrique du Sud. Un spécimen provenant des pélites de Madumabisa de Zambie, décrit par Kemp (1979) sous le nom de *Procynosuchus delaharpeae*, doit également être rapporté à cette espèce.

En outre, Sues et Boy (1988) ont décrit un dentaire gauche incomplet attribué à *Procynosuchus* sp., provenant du Zechstein inférieur de Hesse du Nord, Allemagne.

Nanictosuchus melinodon Broom, 1940*a*, n'est représenté que par un seul spécimen provenant de couches de la zone à *Daptocephalus* de la Province du Cap, Afrique du Sud.

Uralocynodon tverdokhlebovae Tatarinov, 1987, est connu seulement par une hémimandibule provenant de la Province d'Orenburg, Russie, URSS (Formation de Kutuluk, Tatarien supérieur). Il s'agit d'une forme très étroitement apparentée à *Procynosuchus*.

Appartiennent en outre à la famille des Procynosuchidae un certain nombre de formes de statut taxinomique incertain, provenant toutes des couches de la zone à *Daptocephalus* d'Afrique du Sud, et décrites sous les noms suivants : *Paracynosuchus rubidgei* Broom, 1940*a*; *Protocynodon pricei* Broom, 1949; *Cyrbasiodon boycei* Broom, 1931; *Nanictosaurus robustus* Broom, 1940*b*.

Remarques sur la phylogénie des Procynosuchidae

La situation relative des Procynosuchidae et des Dviniidae ne pourra être abordée qu'après examen de ces derniers. Limitons-nous donc ici à quelques conclusions provisoires.

Les Procynosuchidae apparaissent comme des Cynodontes très peu spécialisés. Par rapport aux Silphedestidae, on note cependant une diminution du nombre des précanines, ce que l'on peut apprécier comme un état plus apomorphe. Mais c'est surtout le développement d'un cingulum lingual à cuspides sur les postcanines qui peut être considéré comme un caractère dérivé : l'absence de cingulum, telle qu'on la constate chez *Silphedestes*, représente-

rait l'état plésiomorphe. On admet en effet que les Cynodontes étaient le groupe-frère des Thérocéphales. Or, les Thérocéphales primitifs ont des postcanines simples, de forme conique : l'absence de cingulum est donc l'état initial, représenté au niveau de la dichotomie entre Thérocéphales et Cynodontes; il persiste apparemment jusqu'aux Silphedestidae compris. Notons à ce propos que BRINK (1961) n'a pas décrit en détail les postcanines chez *Scalopocynodon*. Les usures sériées pratiquées chez *Scalopocynodon* étaient apparemment trop espacées (un demi-millimètre) pour permettre une reconstitution fidèle de la morphologie de ces postcanines. Telles qu'elles sont figurées par BRINK (1961, fig. 34, p. 131), les postcanines de *Scalopocynodon* ne montrent pas, cependant, de cingulum bien individualisé, ni de traces de petites cuspides linguales : on peut donc considérer, sous toutes réserves, qu'elles s'apparentent à celles des Silphedestidae.

B — LES DVINIIDAE

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES DVINIIDAE Tatarinov, 1968*a*. — « Cynodontes possédant un palais secondaire osseux fermé dans le plan sagittal au niveau des maxillaires et des palatins. Une fosse interptérygoïdienne est présente. La crête sagittale, très haute et très longue, est constituée non seulement par les pariétaux, mais aussi par les bords supérieurs des postorbitaires et par l'arrière des frontaux ; il n'y a ni foramen pinéal, ni échancrure interpariétale. L'arcade zygomatique est grêle. La face occipitale du squamosal est creusée, près de son bord latéral, d'un étroit sillon qui loge le processus ascendant du quadratojugal ; son bord médial, en contact avec le tabulaire, est en revanche tout à fait dépourvu de relief. Le condyle occipital est bilobé. A la mandibule, le dentaire est relativement peu développé ; la fosse massétérine n'occupe que la partie supérieure de la face externe de l'apophyse coronoïde. La denture supérieure comporte une précanine vestigiale. Les postcanines sont différenciées en postcanines antérieures coniques et postcanines postérieures élargies transversalement, possédant de nombreuses cuspides accessoires. Sur les postcanines postérieures de la mâchoire supérieure, les cuspides accessoires sont disposées le long des bords de la couronne, tout autour de la cuspide principale ; sur les postcanines postérieures de la mâchoire inférieure, elles sont pour la plupart disposées lingualement à la cuspide principale. » (BATTAIL, 1982 : 159-160).

COMPOSITION DE LA FAMILLE

Les Dviniidae ne comportent qu'un seul genre et une seule espèce : *Dvinia prima* Amalitzky, 1922. Il est en effet bien établi que *Permocynodon sushkini* Woodward, 1932, n'est qu'un synonyme plus jeune de *Dvinia prima*.

Les pièces attribuées à *Dvinia prima* proviennent toutes de la Province d'Arkhangelsk, Russie, URSS. Horizon de la Dvina du Nord, Tatarien supérieur.

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES DVINIIDAE

L'analyse comparée des caractères des Dviniidae et des Procynosuchidae ne laisse aucun doute sur les profondes différences entre les deux familles. Dans un premier temps, on peut certes remarquer qu'elles sont toutes deux plus évoluées que les Silphedestidae, ce dont témoigne la complexité de leurs postcanines, et qu'elles sont en même temps toutes deux plus primitives que les Galesauridae et que les Cynodontes du Trias, dans la mesure où elles ont gardé des incisives nombreuses et des précanines. Mais on ne trouvera pas pour autant de

synapomorphies satisfaisantes qui unissent ces deux familles et qui permettent de les considérer comme deux groupes-frères. La question est donc maintenant de savoir dans quel ordre ces familles se détachent du tronc qui mène aux Cynodontes évolués, à formule dentaire réduite.

V'JUŠKOV (1964*a*) considérait *Dvinia* comme pouvant être inclus dans la famille des Galesauridae (au sens large, comprenant les Thrinaxodontidae). En revanche, aussi bien KEMP (1979, 1982) que HOPSON et BARGHUSEN (1986, fig. 12, tabl. 4 et p. 100-101) font diverger phylogénétiquement les Dviniidae avant la dichotomie entre les Procynosuchidae et les Cynodontes évolués.

Selon KEMP (1979 : 119), trois des caractères de *Dvinia* seraient peut-être plésiomorphes pour les Cynodontes en général, à savoir : un vomer pair ; un supraoccipital légèrement plus large que l'interpariétal (au lieu d'être beaucoup plus étroit) ; six incisives inférieures au lieu de quatre chez *Procynosuchus* ou trois chez les genres plus tardifs. En fait, aucun de ces trois caractères ne semble pouvoir être retenu. Tout d'abord, le vomer de *Dvinia* est impair, comme celui de tous les autres Cynodontes. Selon TATARINOV (1974 : 193-194), l'avant du vomer de *Dvinia* est bifide. D'après mes observations, cependant, il ne l'est que sur une très courte distance, et il est même possible que cette apparente bipartition ne résulte que d'un accident de fossilisation ayant provoqué la formation d'une fissure longitudinale. L'interpariétal de *Dvinia* est sensiblement de même largeur que le supraoccipital (comme chez le spécimen-type de *Procynosuchus rubidgei*, par exemple). Quant aux incisives inférieures de *Dvinia*, elles sont effectivement un peu plus nombreuses que celles des Procynosuchidae (six par hémimandibule contre quatre à cinq chez *Procynosuchus*). Mais on ne peut pas exclure qu'il s'agisse en fait d'une spécialisation. Chez *Dvinia*, en effet, la partie antérieure de la symphyse dentaire se projette vers l'avant, augmentant l'espace réservé aux incisives. Le nombre accru des incisives, petites et pointues, pourrait être une adaptation à un régime alimentaire insectivore ; le nombre également élevé des postcanines, à nombreuses cuspides pointues, correspondrait à cette même adaptation.

Dans un ouvrage ultérieur consacré aux Reptiles mammaliens, KEMP (1982) ne reprend plus que deux des trois caractères de *Dvinia*, qu'il considérait comme plésiomorphes pour les Cynodontes en général : celui qui porte sur le vomer et celui qui concerne le nombre élevé des incisives inférieures (KEMP, 1982 : 182-185).

HOPSON et BARGHUSEN s'accordent avec KEMP pour faire de *Dvinia* une forme plus primitive que *Procynosuchus*, mais ils utilisent des arguments différents :

« Les genres *Dvinia* et *Procynosuchus* sont tous deux des Cynodontes très primitifs mais, comme l'a montré Kemp (1979), le crâne de *Dvinia* est le plus primitif des deux. Les traits primitifs de *Dvinia* sont : 1. un contact sutural limité du prootique avec l'épiptérygoïde au-dessus du foramen du trijumeau ; 2. la taille relativement grande du foramen post-temporal ; 3. un processus paroccipital étroit antéro-postérieurement, situé presque entièrement en arrière du niveau de la fenêtre ovale ; et 4. l'absence d'un évasement postérieur du squamosal dans le mur arrière de la fosse temporale. La conservation des deux spécimens connus de *Dvinia* est en général mauvaise et certains des traits décrits par Tatarinov (...) n'ont pas pu être vérifiés par Hopson quand il les a réétudiés en 1973. Deux des traits présumés primitifs de *Dvinia* cités par Kemp (1979), à savoir les vomers pairs et un supraoccipital plus large que l'interpariétal, n'ont pas pu être vérifiés. Un troisième caractère considéré comme primitif par Kemp, la possession de six incisives inférieures, est interprété ici comme une autapomorphie (...). *Dvinia* possède d'autres autapomorphies (...) qui le placent bien en dehors du morphotype primitif attendu des Cynodontes. Nous sommes d'accord avec Kemp (1979) sur le fait que *Procynosuchus* ne montre pas de caractères crâniens qui apparaissent comme autapomorphes, et qu'il est probablement proche du morphotype primitif auquel on s'attend pour tous les Cynodontes tardifs. » (HOPSON et BARGHUSEN, 1986 : 100-101).

HOPSON et BARGHUSEN s'accordent donc avec KEMP pour considérer *Dvinia* comme plus primitif que *Procynosuchus*... mais ils rejettent les trois seuls caractères sur lesquels celui-ci avait fondé sa démonstration.

Que faut-il penser des quatre caractères avancés par HOPSON et BARGHUSEN pour remplacer ceux de KEMP? Reprenons-les l'un après l'autre :

— le contact sutural entre prootique et épiptérygoïde est en effet court au-dessus du foramen du trijumeau, précisément parce que ce dernier est agrandi;

— le foramen post-temporal est effectivement plus grand chez *Dvinia* que chez *Procynosuchus*; la différence n'est cependant pas considérable et rien n'indique d'ailleurs que les grandes dimensions du foramen post-temporal soient un caractère plésiomorphe : on trouve de très grands foramens post-temporaux chez un Cynodonte évolué, *Cynognathus*;

— le processus paroccipital est à peine plus étroit antéro-postérieurement chez *Dvinia* que chez *Procynosuchus rubidgei*, et, en dépit de l'assertion de HOPSON et BARGHUSEN, sa position par rapport à la fenêtre ovale est sensiblement la même;

— le squamosal de *Dvinia* a une plus grande gracilité que celui de *Procynosuchus*, ce qui explique sa moindre participation à la paroi postérieure de la fosse temporale; mais sa portion postéro-dorsale s'étale en une lame qui vient renforcer l'extrémité postérieure de la crête sagittale, particulièrement développée en longueur, en relation avec une extension marquée de la fosse temporale en direction postéro-médiale. Chez *Dvinia*, la forme du squamosal s'est donc modelée en fonction de la structure extrêmement spécialisée de la crête sagittale et de la fosse temporale; il paraît vain de chercher à y retrouver l'état plésiomorphe du squamosal des Cynodontes.

En définitive, les quatre caractères retenus par HOPSON et BARGHUSEN peuvent tous être ramenés à un phénomène unique, qui est l'allègement des structures osseuses du crâne de *Dvinia*, avec pour corollaire un agrandissement de certains foramens. Et il n'y a aucune raison particulière pour considérer ces caractères comme plésiomorphes.

Finalement donc, aucun des caractères mis en avant par KEMP ou par HOPSON et BARGHUSEN pour justifier une divergence phylogénétique des Dviniidae antérieure à celle des Procynosuchidae ne me paraît significatif. Il me semble en revanche que l'on peut trouver des arguments pour soutenir le point de vue inverse, à savoir une divergence plus précoce des Procynosuchidae.

Chez les Procynosuchidae, le quadratojugal est entièrement apparent en vue latérale. Chez les Cynodontes évolués — et déjà chez *Thrinaxodon* et *Galesaurus* — une expansion ventrale du squamosal vient recouvrir la face externe du quadratojugal. Or, chez *Dvinia*, la portion dorsale du quadratojugal va se loger dans une gouttière subverticale creusée dans la face postérieure du squamosal, ce qui rapproche les Dviniidae des Cynodontes évolués.

L'état vestigial de l'unique précanine restante rapproche lui aussi les Dviniidae des Cynodontes évolués, chez lesquels il n'y a plus de précanines. On ne peut cependant retenir ce second caractère qu'à condition d'admettre que la perte des précanines ne s'est produite qu'une seule fois chez les Cynodontes, et a été précédée par une phase de régression, ce qui est plausible mais n'est pas établi.

Retenant ces deux caractères, je suis amené en conséquence à considérer que les Procynosuchidae divergent phylogénétiquement avant les Dviniidae, et que ce sont ces derniers qui représentent le groupe-frère de tous les Cynodontes sans précanines (BATTAIL, 1982 : 166).

Cette conception a en outre l'avantage d'expliquer plus facilement deux des autapomorphies des Dviniidae, le très fort développement de la crête sagittale et la structure particulière des postcanines postérieures, ainsi que la présence d'une précanine vestigiale.

Reprenons en effet l'hypothèse de HOPSON et BARGHUSEN : pour eux, les Dviniidae sont les plus primitifs des Cynodontes, et ils ont divergé très peu après la dichotomie entre Thérocéphales et Cynodontes. Or, compte tenu précisément de l'origine commune des Thérocéphales et des Cynodontes, le morphotype primitif des Cynodontes doit être caractérisé notamment par une crête sagittale basse ou inexistante, par la présence de précanines fonctionnelles, et par une structure simple des postcanines. Il serait étonnant qu'à partir de ce modèle se soient directement différenciées des formes à crête sagittale exceptionnellement haute et longue, à précanines rudimentaires, et à postcanines très complexes. Il est plus satisfaisant pour l'esprit de supposer que les ancêtres immédiats des Dviniidae avaient atteint le stade structural des Procynosuchidae, avec notamment une crête sagittale déjà développée, des précanines en nombre réduit, et des postcanines déjà élaborées. Les postcanines, en particulier, méritent un examen attentif. Les dernières postcanines supérieures de *Dvinia*, on l'a vu, sont constituées d'une cuspide principale entourée d'un cingulum porteur de petites cuspides. Sur certaines, cependant, ce cingulum ne forme pas une couronne tout à fait régulière, car la série des cuspides cingulaires s'interrompt du côté labial, où le cingulum s'amincit. Ceci permet de formuler une hypothèse. Tout se passe en effet comme si les postcanines supérieures de *Dvinia* dérivaient de postcanines du type de celles des Procynosuchidae : le cingulum à cuspides, initialement lingual, aurait gagné progressivement en direction labiale, prenant la forme d'un croissant de plus en plus fermé et allant jusqu'à constituer une couronne complète autour de la cuspide principale.

C — LE GENRE **PARATHRINAXODON**

Le genre *Parathrinaxodon* Parrington, 1936, qui comporte une seule espèce, *Parathrinaxodon proops* Parrington, 1936, est représenté seulement par la moitié antérieure d'un crâne sans mandibule provenant de la Formation de Kawinga, Permien supérieur de Tanzanie.

Parathrinaxodon aurait un palais secondaire osseux fermé sur la majeure partie de sa longueur; il posséderait six incisives par demi-mâchoire supérieure et serait dépourvu de précanines. Ses postcanines semblent morphologiquement très proches de celles de *Procynosuchus*.

Parathrinaxodon a été classé parmi les Procynosuchidae par HOPSON et KITCHING (1972 : 73). VAN HEERDEN (1976) a fait remarquer que le palais secondaire fermé et l'absence de précanines excluaient *Parathrinaxodon* des Procynosuchidae, et il a rattaché provisoirement cette forme aux Galesauridae (pris dans un sens large, et incluant donc *Thrinaxodon* et les genres voisins).

J'ai admis pour ma part que, si *Parathrinaxodon* se rapprochait des Procynosuchidae et des Dviniidae par un caractère plésiomorphe, le nombre élevé de ses incisives supérieures, il partageait cependant avec l'ensemble des Cynodontes évolués une apomorphie, la perte des précanines. J'ai donc suggéré qu'on le considère comme le groupe-frère de l'ensemble des Cynodontes dépourvus comme lui de précanines, mais à nombre d'incisives réduit (BATTAIL, 1982 : 165-166). Cette hypothèse, que je retiens comme la plus probable, reste cependant

fragile car elle repose exclusivement sur un caractère, la perte des précanines, dont la valeur est discutable, car il est peut-être susceptible d'apparaître plusieurs fois, par parallélisme.

III — CYNODONTES DU PERMIEN TERMINAL ET DU TRIAS INFÉRIEUR : THRINAXODONTIDAE ET GALESAURIDAE

L'ensemble des petits Cynodontes sans précanines et à nombre d'incisives réduit que l'on trouve du Permien terminal au Trias inférieur a été le plus souvent considéré comme appartenant à une seule famille, les Galesauridae, créée par LYDEKKER en 1890. Cependant, WATSON (1917) nomme, sans justification, cette famille les Nythosauridae. En 1924, HAUGHTON scinde cet ensemble en deux familles, les Cynosuchidae et les Galesauridae (Haughton, 1924*b*). Cette division en deux familles est reprise par HAUGHTON et BRINK (1954) avec cette seule différence que les « Cynosuchidae » deviennent les Cynosauridae, le genre *Cynosuchus*, préemployé, ayant été rebaptisé par SCHMIDT (1927). Les courtes définitions que HAUGHTON et BRINK donnent de ces deux familles ne permettent pourtant pas de les différencier clairement :

« Famille des Cynosauridae.

« Cynodontes de la zone à *Cistecephalus* bien plus évolués que les Procynosuchidae. Palais secondaire bien développé. Quatre incisives et une canine de chaque côté à la mâchoire supérieure. Les molaires postérieures ont des cuspides distinctes qui s'ajoutent aux cuspides principales. Les molaires antérieures, sans cuspides, peuvent être reconnues comme des prémolaires. » (HAUGHTON et BRINK, 1954 : 156).

« Famille des Galesauridae.

« Cynodontes assez évolués avec une canine et des molaires à cuspides bien développées. Crâne de taille moyenne, assez large. Palais secondaire complètement développé chez les formes les plus évoluées ; chez certains, les palais sont aussi primitifs que chez *Procynosuchus*. Les membres de cette famille se trouvent dans les zones à *Cistecephalus*, à *Lystrosaurus* et *Cynognathus*. » (HAUGHTON et BRINK, 1954 : 158).

HUENE (1956 : 330-333) rassemble à nouveau les petites formes sans précanines du Permien terminal et du Trias inférieur dans une seule famille, qu'il appelle encore les Cynosuchidae, et dont il ne donne pas de définition.

WATSON et ROMER (1956 : 63) ne reconnaissent eux aussi qu'une seule famille, qu'ils nomment les Thrinaxodontidae :

« Famille des Thrinaxodontidae (Galesauridae).

« Dans cette famille et celles qui suivent, le palais secondaire est complet et il n'y a pas de précanines. Le foramen du vague est presque dans le plan de la surface ventrale du basisphénoïde. Le condyle occipital est sensiblement double. Le quadratojugal n'est pas largement apparent de côté, sa surface externe étant couverte par une expansion du squamosal de sorte que l'os est logé dans une échancrure spéciale et est visible de l'arrière. Le dentaire a un processus coronoïde libre, s'élevant au-dessus du bord dorsal du surangulaire, et dirigé vers l'arrière. Les dents maxillaires postérieures sont sensiblement coniques, avec des cuspides mineures prenant naissance à partir des bords antérieurs et postérieurs du cône central, ces cuspides n'étant pas plus de quatre. Les dents ne sont nullement élargies. » (WATSON et ROMER, 1956 : 63).

Les conceptions de WATSON et ROMER (1956) sont reprises sans modifications par LEHMAN (1961*a* : 164-165).

En 1965, BRINK décrit plusieurs spécimens nouveaux qui l'incitent à penser que les fossiles antérieurement placés dans la famille des Cynosauridae pourraient tous être en fait des Galesauridae (BRINK, 1965*b*).

HOPSON et KITCHING (1972) retiennent eux aussi une seule famille :

« Famille des Galesauridae Lydekker 1890.

« Inclut : Nythosauridae Watson 1917; Cynosuchidae Haughton 1924; Cynosauridae Haughton et Brink 1954; Thrinaxodontidae Watson et Romer 1956.

« Cynodontes modérément évolués avec quatre incisives supérieures et trois incisives inférieures, pas de dents maxillaires « précanines », et postcanines postérieures avec cingulum interne modérément développé ou absent; dentaire à processus coronoïde bien développé, une région angulaire ébauchée et une fosse massétérine s'étendant jusqu'au bord inférieur de l'os; éléments postdentaires de hauteur légèrement réduite par rapport aux Procynosuchidae; les plaques palatales des maxillaires et des palatins peuvent ou non se rencontrer sur la ligne médiane; lacunes interptérygoïdiennes présentes seulement chez les jeunes; côtes thoraciques et lombaires avec des expansions en forme de plaques. » (HOPSON et KITCHING, 1972 : 73).

En 1974, TATARINOV conserve également la famille des Galesauridae, mais la scinde en deux sous-familles, les Galesaurinae et les Cistecynodontinae, cette dernière pour les genres *Cistecynodon* et *Sinognathus*, dont les affinités ont été très diversement appréciées selon les auteurs. C'est donc seulement la sous-famille des Galesaurinae au sens de TATARINOV (1974) qui coïncide sensiblement par sa définition et son contenu avec les Thrinaxodontidae de WATSON et ROMER (1956), ou avec les Galesauridae au sens de HOPSON et KITCHING (1972).

VAN HEERDEN (1972; 1976) ne remet pas en cause l'unité des Galesauridae, mais ses travaux contribuent largement à mettre en évidence la diversité des formes qui leur sont attribuées.

KEMP (1982 : 187-192) traite lui aussi les Galesauridae comme un ensemble monophylétique.

Dans un essai sur la phylogénie des Cynodontes, j'ai distingué deux ensembles dans les Galesauridae :

« En dépit d'une ressemblance superficielle liée surtout à des proportions voisines et à une construction légère du crâne, les Galesauridae présentent des caractères très divers. La fosse interptérygoïdienne, connue chez *Nanictosaurus rubidgei*, n'existe pas chez *Galesaurus*. Le palais secondaire osseux, complètement fermé chez *Thrinaxodon*, laisse subsister une fente médiane chez *Galesaurus* (...). Enfin, sur la base de la structure des postcanines, on est amené à scinder les Galesauridae en deux groupes :

« — Un groupe où les postcanines, pourvues d'un cingulum lingual à cuspides plus ou moins développé, apparaissent comme tricuspides en vue latérale, avec une cuspide accessoire antérieure bien distincte. Ce groupe, dont le représentant le mieux connu est *Thrinaxodon*, comporterait aussi *Nanictosaurus rubidgei*, *Platycraniellus*, *Cromptodon* et *Tribolodon*.

« — Un groupe où les postcanines, dépourvues de cingulum lingual, présentent en vue latérale une cuspide principale fortement recourbée vers l'arrière et une cuspide accessoire postérieure, mais ne montrent pas de cuspide accessoire antérieure nette. Ce groupe a pour représentant le mieux connu *Galesaurus*; il inclurait également *Cynosaurus*. » (BATTAIL, 1982 : 160).

L'analyse des caractères dentaires chez les Cynodontes carnivores m'a en outre incité à penser que ces deux groupes ne constituaient pas ensemble un taxon monophylétique; j'ai cependant laissé provisoirement de côté les conséquences qu'une telle conception doit avoir sur la nomenclature systématique (BATTAIL, 1982 : 165; fig. 1, p. 164).

Le travail le plus récent où sont envisagés les petits Cynodontes sans précanines et à

nombre d'incisives réduit du Permien terminal et du Trias inférieur est celui de HOPSON et BARGHUSEN (1986). Comme moi, HOPSON et BARGHUSEN (1986) scindent ces Cynodontes en deux ensembles, un ensemble qui regroupe *Galesaurus* et les formes voisines, et un ensemble comprenant notamment *Thrinaxodon*. Ils donnent en outre à chacun de ces deux groupes un statut familial, les nommant respectivement les Galesauridae et les Thrinaxodontidae. Les familles des Galesauridae et des Thrinaxodontidae au sens de HOPSON et BARGHUSEN ont donc chacune un contenu plus restreint que les familles du même nom dans l'acception des auteurs précédents, et elles admettent des définitions différentes. Elles coïncident en revanche chacune avec l'un des deux groupes de « Galesauridae » que j'avais reconnus en 1982. J'adopterai donc ci-dessous la division en deux familles proposée par HOPSON et BARGHUSEN ; les Thrinaxodontidae et les Galesauridae seront analysés successivement.

A — LES THRINAXODONTIDAE

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES THRINAXODONTIDAE Watson et Romer, 1956. — Petits Cynodontes au crâne de construction légère. La crête sagittale présente un développement modéré ; il y a un foramen pinéal. Le quadratojugal est recouvert latéralement par le squamosal. Il existe une échancrure nette, mais peu profonde, entre les bords dorsaux de l'occiput et de l'arrière de l'arcade zygomatique. Le bord médial de la face occipitale du squamosal est creusé d'une gouttière peu profonde, orientée parallèlement au bord latéral du tabulaire. Le condyle occipital est double. Le palais secondaire laisse subsister une étroite fente médiane chez les formes les plus primitives ; chez les autres formes, il est complètement refermé dans le plan de symétrie, mais ses moitiés droite et gauche ne font que s'accoler, sans s'unir fermement par une suture. Une fosse interptérygoïdienne subsiste au moins chez les individus jeunes. Le dentaire est relativement petit, mais il présente une branche montante assez élevée, se détachant bien de la branche horizontale. Les os postdentaires sont bien développés. Le bord inférieur de l'angulaire se situe à peine plus haut que le bord inférieur du dentaire. La denture comporte quatre incisives supérieures et trois incisives inférieures par demi-mâchoire. Il n'y a pas de précanines. La canine est modérément développée. Il n'y a pas de différences importantes de structure entre les postcanines supérieures et inférieures. Les postcanines sont toutes comprimées latéralement ; elles présentent un cingulum interne étroit, parfois interrompu, porteur de petites cuspides. En vue latérale, les postcanines postérieures sont typiquement tricuspides, avec une forte cuspide principale pointue, comprimée latéralement, et deux cuspides accessoires également pointues, se détachant des bords antérieur et postérieur de la cuspide principale. Cependant, les postcanines antérieures peuvent avoir une morphologie plus simple — par défaut de développement des cuspides accessoires —, tandis qu'au contraire les dernières postcanines inférieures peuvent avoir une morphologie plus complexe, avec une ou deux cuspides accessoires antérieures et deux cuspides accessoires postérieures.

COMPOSITION DE LA FAMILLE

Dans la composition de la famille des Thrinaxodontidae, je retiens l'espèce *Nanictosaurus rubidgei* et les genres *Nanocynodon*, *Thrinaxodon*, *Platycraniellus* et *Tribolodon*.

Nanictosaurus rubidgei pose un problème particulier. Le genre *Nanictosaurus* a en effet été créé par BROOM en 1936, avec pour espèce-type *Nanictosaurus kitchingi*, sommairement décrite, sans diagnose, et sans éléments de comparaison avec d'autres Cynodontes déjà connus. Or il est vraisemblable que le spécimen-type et unique spécimen de *Nanictosaurus kitchingi* se rattache au genre *Cynosaurus* Schmidt, 1927, et probablement à l'espèce *Cynosaurus suppostus* (Owen, 1876). *Nanictosaurus robustus*, une deuxième espèce rapportée au genre *Nanictosaurus*

par Broom en 1940 (Broom, 1940*b*), n'est connu que par un crâne incomplet et mal conservé qui semble être celui d'un Procynosuchidé. En définitive, seule la troisième espèce rapportée au genre *Nanictosaurus*, *N. rubidgei*, également décrite par Broom en 1940 (Broom, 1940*b*), semble représenter effectivement une forme nouvelle, aux niveaux générique et spécifique. C'est donc à partir de *Nanictosaurus rubidgei* que doit être défini le genre *Nanictosaurus*.

Nanictosaurus rubidgei provient de la zone à *Daptocephalus* (Permien terminal de la Province du Cap, Afrique du Sud). Il a pour synonyme probable *Baurocynodon gracilis* Brink, 1951.

Le genre *Nanocynodon* Tatarinov, 1968*b*, ne comporte qu'une seule espèce, *N. seductus* Tatarinov, 1968*b*, connue seulement par un dentaire incomplet provenant d'une carotte de sondage. Province de Kirov, Russie, URSS, horizon de la Vjatka, Tatarien supérieur.

Le genre *Thrinaxodon* Seeley, 1895*a*, ne comporte semble-t-il qu'une seule espèce, dont seraient synonymes les formes suivantes : *Nythosaurus larvatus* Owen, 1876; *Ictidopsis elegans* Broom, 1912*a*; *Ictidopsis formosa* Van Hoepen, 1916: *Thrinaxodon putterilli* Broom, 1932: *Notictosaurus luckhoffi* Broom, 1936; *Micrictodon marionae* Broom, 1937; *Notictosaurus gracilis* Broom & Robinson, 1948*b*. L'application stricte des règles de nomenclature voudrait que ce soit *Thrinaxodon liorhinus*, créé en 1895 par Seeley, qui tombe en synonymie avec *Nythosaurus larvatus* qu'Owen avait décrit en 1876. Compte tenu du mauvais état de conservation de *Nythosaurus larvatus* et du très grand nombre des pièces décrites sous le nom de *Thrinaxodon liorhinus*, il paraît cependant préférable de retenir *Thrinaxodon liorhinus*.

L'essentiel du matériel de *Thrinaxodon liorhinus* provient de la zone à *Lystrosaurus* du Karoo sud-africain (État Libre d'Orange et Province du Cap). Néanmoins, quelques pièces ont également été découvertes dans la Formation de Fremouw des Montagnes Transantarctiques. L'espèce, de vaste répartition géographique, est donc limitée, dans son extension stratigraphique, à la base même du Trias.

Le genre *Platycraniellus* Van Hoepen, 1917, n'est représenté que par une seule espèce, *Platycraniellus elegans* (Van Hoepen, 1916) Van Hoepen, 1917. *Platycraniellus elegans* a été originellement décrit très sommairement par Van Hoepen (1916 : 2) sous le nom de *Platycranion elegans*. Cependant, le nom de *Platycraniellus* ayant été seul utilisé par les auteurs de 1917 à nos jours, *Platycranion* peut être considéré comme un *nomen oblitum*.

Platycraniellus elegans n'est connu que par un seul spécimen provenant des couches de la zone à *Lystrosaurus* de l'État Libre d'Orange, Afrique du Sud.

Le genre *Tribolodon* Seeley, 1895*a*, n'est également représenté que par une espèce, *Tribolodon frerensis* Seeley, 1895*d*. *Tribolodon frerensis* provient des couches de la zone à *Cynognathus* (sommet du Trias inférieur) de la Province du Cap, Afrique du Sud.

Remarques phylogénétiques sur les Thrinaxodontidae

Parmi l'ensemble des Cynodontes évolués, caractérisés à la fois par une réduction du nombre des incisives à quatre par demi-mâchoire supérieure et trois par demi-mâchoire inférieure, et par une disparition complète des précanines, les Thrinaxodontidae apparaissent comme les moins spécialisés. Deux points cependant retiennent l'attention : la persistance d'un cingulum lingual à cuspides sur les postcanines, et le développement, encore modéré il est vrai, d'une échancrure dorsale entre l'occiput et l'arrière de l'arcade zygomatique. Par ces deux

caractères, les Thrinaxodontidae se distinguent des Galesauridae et des Cynognathidae, mais pourraient annoncer les Chiniquodontidae et les Cynodontes gomphodontes.

B — Les Galesauridae

Définition de la famille des Galesauridae Lydekker, 1890. — Assez petits Cynodontes. La crête sagittale présente un développement modéré; il y a un foramen pinéal. Le quadratojugal est recouvert latéralement par le squamosal. Le bord médial de la face occipitale du squamosal est creusé d'une gouttière peu profonde, orientée parallèlement au bord latéral du tabulaire. La face occipitale du crâne ne montre qu'une faible angulation entre la base de la crête occipitale et la surface dorsale de l'arcade zygomatique. Le condyle occipital est double. Le palais secondaire laisse subsister une fente médiane. Il n'y a pas de fosse interptérygoïdienne. Le dentaire est relativement petit, mais il présente une branche montante assez élevée, se détachant bien de la branche horizontale. Les os postdentaires sont bien développés. Le bord inférieur de l'angulaire se situe à peine plus haut que le bord inférieur du dentaire. La denture comporte quatre incisives supérieures et trois incisives inférieures par demi-mâchoire. Il n'y a pas de précanine. La canine est modérément développée. Il n'y a pas de différences importantes de structure entre les postcanines supérieures et inférieures. Les postcanines sont plus ou moins comprimées latéralement. Elles sont caractérisées par la perte du cingulum lingual à cuspides, ainsi que par la réduction de la cuspide accessoire antérieure.

Composition de la famille

La famille des Galesauridae comprendrait à mon avis deux genres, *Cynosaurus* Schmidt, 1927, et *Galesaurus* Owen, 1860.

Au genre *Cynosaurus* n'appartiendrait qu'une seule espèce, *Cynosaurus suppostus* (Owen, 1876), dont seraient synonymes *Cynosuchoides whaitsi* (Haughton, 1918), initialement décrit sous le nom de *Cynosuchus whaitsi* Haughton, 1918, et *Nanictosaurus kitchingi* Broom, 1936. L'ensemble du matériel provient de la zone à *Daptocephalus* (Permien terminal) d'Afrique du Sud.

Au genre *Galesaurus* j'attribue les espèces *Galesaurus planiceps* Owen, 1860, et *Galesaurus gracilis* (Haughton, 1924*a*) nov. comb.

De *Galesaurus planiceps* seraient synonymes *Glochinodon detinens* Van Hoepen, 1916, et *Notictosaurus trigonocephalus* Brink & Kitching, 1951*b*. Tout le matériel attribuable à *Galesaurus planiceps* provient de la zone à *Lystrosaurus* (Trias basal) d'Afrique du Sud.

Je propose d'autre part d'attribuer au genre *Galesaurus* l'espèce *Glochinodontoides gracilis* Haughton, 1924*a*, qui deviendrait donc *Galesaurus gracilis* nov. comb. *Galesaurus gracilis* n'est connu que par son spécimen-type, qui provient des couches de la zone à *Lystrosaurus* de l'État Libre d'Orange, Afrique du Sud.

Remarques phylogénétiques sur les Galesauridae

Les Galesauridae ressemblent, par leurs structures crâniennes, aux Thrinaxodontidae, avec lesquels ils ont longtemps été confondus. On note cependant chez eux un caractère remarquable, l'obliquité marquée de la face occipitale du crâne, qui a pour conséquence

l'absence d'échancrure dorsale nette entre le bord dorsal de l'occiput et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique.

En ce qui concerne la structure des postcanines, il faut remarquer la disparition du cingulum lingual.

Par leurs rares spécialisations, les Galesauridae semblent donc annoncer les Cynognathidae, analysés ci-après.

IV — DE GRANDS PRÉDATEURS, LES CYNOGNATHIDAE

L'existence de la famille des Cynognathidae est reconnue par tous depuis WATSON, 1917, et, à quelques nuances près, ce sont toujours les mêmes pièces qui lui sont rapportées. En revanche, le découpage en taxons de l'ensemble des spécimens attribués aux Cynognathidae laisse place à des divergences considérables d'interprétation.

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES CYNOGNATHIDAE Watson, 1917. — Grands Cynodontes carnivores à museau allongé, à région temporale courte. La face occipitale du crâne est remarquable par l'absence complète d'échancrure dorsale du squamosal. Le palais secondaire est complètement fermé; le bord postérieur du palais secondaire se situe bien en avant des dernières postcanines. Dentaire très grand, à apophyse coronoïde bien distincte, mais dépourvu de processus angulaire et articulaire différenciés. Éléments postdentaires réduits à une baguette osseuse dont la partie antérieure se loge dans une gouttière de la face médiale du dentaire, à mi-hauteur de la branche horizontale. Articulation crânio-mandibulaire avec contact entre le surangulaire et le squamosal. Denture comportant quatre incisives supérieures et trois incisives inférieures par demi-mâchoire. Postcanines très fortement comprimées latéralement, dépourvues de cingulum, constituées d'une grande cuspide principale et de plusieurs cuspides accessoires alignées antéro-postérieurement et formant un bord coupant.

COMPOSITION DE LA FAMILLE

Un seul genre, *Cynognathus*, auquel je reconnais deux espèces valides, *Cynognathus crateronotus* et *Cynognathus minor*.

Cynognathus crateronotus Seeley, 1895*d*, provient des couches de la zone à *Cynognathus* (sommet du Trias inférieur) d'Afrique australe. En seraient synonymes : *Cynognathus berryi* Seeley, 1895*d*; *Cynogomphius berryi* (Seeley, 1895*d*) Broom, 1932; *Cynognathus platyceps* Seeley, 1895*d*; *Lycaenognathus platyceps* (Seeley, 1895*d*) Broom, 1925; *Lycaenognathus kannemeyeri* Broom, 1931; *Lycognathus ferox* Broom, 1913*a*; *Lycochampsa ferox* (Broom, 1913*a*) Broom, 1932; *Cynidiognathus longiceps* Haughton, 1922; *Cynidiognathus? broomi* Haughton, 1922; *Cynidiognathus merenskyi* Broili et Schröder, 1935*b*.

Cynognathus minor Bonaparte, 1969*a* n'est connu que par un seul spécimen, un crâne avec sa mandibule en connexion, provenant de la localité de Puesto Viejo, Province de Mendoza, Argentine. Partie supérieure de la Formation de Puesto Viejo, sommet du Trias inférieur. *Cynognathus minor* est assurément très proche de *Cynognathus crateronotus*, dont il se distingue surtout par des dimensions sensiblement inférieures; il est considéré par HOPSON et KITCHING (1972) comme un synonyme de *Cynognathus crateronotus*.

Relations phylogénétiques des Cynognathidae et quelques problèmes généraux de phylogénie des Cynodontes évolués

La question des relations phylogénétiques des Cynognathidae est interprétée de façon tout à fait différente par Hopson et Barghusen (1986) et par moi-même. Je commencerai donc par une analyse critique du cladogramme proposé par Hopson et Barghusen (1986, fig. 12 et tableau 4) avant d'exposer mes propres conceptions.

Selon Hopson et Barghusen (1986), tous les Cynodontes post-Procynosuchidés présenteraient les caractères suivants :

1. La fosse massétérine s'étend jusqu'au bord inférieur du dentaire.
2. L'apophyse coronoïde est très agrandie en hauteur.
3. Le nombre des incisives supérieures est réduit de 6 à 4.
4. Le nombre des incisives inférieures est réduit de 4 à 3.
5. Perte des précanines maxillaires.
6. Augmentation de taille de la lame descendante du squamosal latéralement au quadratojugal.
7. Réduction de hauteur du carré, qui est moins apparent en dessous du squamosal en vue occipitale.
8. Fermeture de la fosse interptérygoïdienne (qui peut être présente chez des individus jeunes).

Cette liste appelle quelques remarques. Les caractères portant sur de simples proportions sont d'appréciation délicate. L'extension et les limites de la fosse massétérine ne sont pas toujours si nettes : chez *Cynognathus*, par exemple, cette fosse n'est bien marquée que sur la moitié supérieure de l'apophyse coronoïde. La lame descendante du squamosal, latéralement au quadratojugal, est effectivement bien développée chez tous les Cynodontes post-Procynosuchidés, mais elle existe aussi chez les Dviniidae. Quant à la fermeture de la fosse interptérygoïdienne, elle n'est réalisée semble-t-il ni chez les Thrinaxodontidae *Nanictosaurus rubidgei* et *Platycraniellus elegans* ni chez les individus jeunes de *Thrinaxodon liorhinus*, alors qu'on l'observe même sur de petits individus de *Galesaurus planiceps*.

Une première dichotomie de l'ensemble des Cynodontes post-Procynosuchidés ferait des Galesauridae le groupe-frère de tous les autres. Les Galesauridae seraient caractérisés par les traits suivants :

1. Perte des cuspides cingulaires sur les postcanines.
2. Réduction ou perte de la cuspide accessoire antérieure sur les postcanines.

Mais s'agit-il bien d'autapomorphies des Galesauridae ? D'après Hopson et Barghusen eux-mêmes, le caractère 1 se retrouve chez les Cynognathidae et chez le Chiniquodontidé *Probelesodon*. Et le caractère 2 est également présent chez *Probelesodon*.

Les Cynodontes post-Galésauridés comporteraient à leur tour deux groupes-frères : les Thrinaxodontidae d'une part, et l'ensemble constitué par les Cynodontes évolués et les Mammifères, d'autre part. Une seule synapomorphie unirait les Cynodontes post-Galésauridés :

1. Les processus palataux des maxillaires et des palatins se rejoignent sur la ligne médiane pour former un palais secondaire osseux complet.

L'argument, ici, paraît particulièrement faible : un palais secondaire complet est connu chez les Dviniidae (bien que HOPSON et BARGHUSEN le mettent en doute), et on connaît aussi des palais secondaires complets chez certains Thérocéphales, les Bauriidae par exemple. Il s'agit donc incontestablement d'un caractère qui peut apparaître plusieurs fois, par parallélisme. Le fait qu'il s'agisse en outre de l'unique caractère retenu rend le regroupement proposé encore moins convaincant.

Aucun caractère n'est proposé pour définir les Thrinaxodontidae.

Les Cynodontes post-Thrinaxodontidés partageraient les apomorphies suivantes :

1. Le dentaire est fortement agrandi de sorte qu'il approche de près l'articulation mandibulaire et forme également une région angulaire postéro-ventrale distincte.
2. La portion verticale du surangulaire et de l'angulaire est réduite en hauteur, et la série postdentaire prend plus la forme d'une baguette et est orientée plus obliquement.
3. La lame réfléchie de l'angulaire est plus réduite en dimensions par rapport à l'état des Cynodontes primitifs.
4. La branche carrée du ptérygoïde est fortement réduite ou absente.

Le caractère 1 est à mon avis extrêmement discutable. En effet, même chez les Cynodontes primitifs, la musculature adductrice de la mandibule est différenciée et ses composants principaux, masséter et temporal, s'inséraient sur l'arrière du dentaire (pour plus de détails, voir BARGHUSEN, 1968). Tout développement de cette musculature — dans quelque lignée que ce soit — ne pouvait alors que s'accompagner du développement du dentaire suivant des modalités identiques : le développement du masséter impliquait en effet un agrandissement de la fosse massétérine et une expansion du dentaire en direction postéro-ventrale, tandis que le développement du temporal entraînait un développement de l'apophyse coronoïde. On peut en outre rappeler, à l'appui de cette assertion, que, si le dentaire se développe chez tous les Cynodontes « post-Thrinaxodontidés », il ne prend toutefois pas la même forme : chez les Cynognathidae, l'apophyse coronoïde du dentaire a un contour anguleux, et il n'y a pas de processus articulaire distinct ; chez les Chiniquodontidae comme chez les Cynodontes gomphodontes, l'apophyse coronoïde présente un bord dorsal arrondi, mais le processus articulaire est rudimentaire chez les Cynodontes gomphodontes, tandis qu'il est très développé chez les Chiniquodontidae.

Le caractère 2 (réduction de hauteur des os postdentaires qui prennent la forme d'une baguette) et le caractère 3 (réduction de la lame réfléchie de l'angulaire) peuvent être considérés d'une part comme liés entre eux, et d'autre part comme corrélatifs du caractère 1 ; à ce titre, ils sont donc également susceptibles d'apparaître dans diverses lignées.

Quant au caractère 4 (branche carrée du ptérygoïde fortement réduite ou absente), il ne peut pas être retenu. En effet, si le processus carré du ptérygoïde a disparu chez les Cynodontes gomphodontes et chez les Cynognathidae, il est en revanche encore bien développé chez certains au moins des Chiniquodontidae, et plus encore chez les Tritheledontidae (Ictidosauria de HOPSON et BARGHUSEN), au moins si l'on peut se fier à la reconstitution de *Diarthrognathus* par CROMPTON (1958).

L'unité des « Cynodontes post-Thrinaxodontidés » ne paraît donc pas fermement établie.

Les Cynodontes post-Thrinaxodontidés se sépareraient en deux branches principales, une branche qui comporterait les Ictidosauria et les Mammifères, et une branche qui associerait les Chiniquodontoidea (Chiniquodontidae et Probainognathidae) et les Cynognathia (Cynognathidae et Tritylodontoidea). Les caractères apomorphes communs aux Chiniquodontoidea et aux Cynognathia seraient les suivants :

1. Articulation mandibulaire secondaire formée entre le surangulaire et une facette plate de la lame descendante du squamosal.
2. Dentaires fusionnés à la symphyse.
3. Ptérygoïdes et basisphénoïde formant un axe basicrânien ventral allongé.
4. Perte des foramens des carotides internes ; on suppose que les artères carotides internes pénétraient la fosse pituitaire depuis le cavum epiptericum, latéralement au basisphénoïde.

Tous ces caractères sont discutables.

Il est excessif de parler d'articulation supplémentaire entre squamosal et surangulaire : une véritable articulation entre ces os n'existe semble-t-il que chez *Probainognathus*. Chez toutes les autres formes, on observe tout au plus un contact, d'importance d'ailleurs très variable, entre ces deux os lors de la fermeture des mâchoires. Un tel contact était inévitable dès lors que se poursuivait le développement du squamosal, processus déjà largement entamé chez des Cynodontes bien plus primitifs tels que les Galesauridae et les Thrinaxodontidae (voir Kemp, 1982 : 231-233 et fig. 92, et Crompton et Hylander, 1986 : 267-270 et fig. 1-2, pour *Thrinaxodon*).

Le caractère 2 (la fusion entre les dentaires) paraît plus convaincant. Mais le seul fait qu'il soit également présent dans un autre groupe de Thérapsides, les Anomodontes, prouve qu'il peut apparaître plusieurs fois de façon parallèle. La fusion des dentaires pourrait n'être qu'une simple réponse fonctionnelle à l'accroissement de l'efficacité de la musculature mandibulaire, qui impose une plus grande solidité de la mandibule.

Le caractère 3 (l'axe basicrânien allongé) est loin d'être constant dans l'ensemble des formes considérées. Cet axe est très long et très étroit chez les Cynognathidae ; il est moins long et sensiblement plus large chez les Diademodontidae ; chez un petit Chiniquodontidé tel que *Probelesodon*, l'axe basicrânien est relativement court et présente sensiblement les mêmes proportions que chez *Thrinaxodon* ; chez les grands Chiniquodontidae tels que *Belesodon*, cet axe est court et large.

Quant au caractère 4 (la perte des foramens carotidiens), il a été abandonné par Hopson et Barghusen eux-mêmes, dans un addenda à leur article (Hopson et Barghusen, 1986 : 83-84). En tout état de cause, ces foramens sont déjà si réduits même chez certains des Cynodontes les plus primitifs que la branche de la carotide interne à laquelle ils livraient passage ne devait pas pouvoir assurer la totalité de la vascularisation artérielle du cerveau : il existait probablement un autre circuit vasculaire, sans doute plus important. La branche de la carotide interne passant par les foramens carotidiens du basisphénoïde ne jouait apparemment qu'un rôle très accessoire, et pouvait donc disparaître sans inconvénient, de façon indépendante, chez les Cynodontes les plus divers.

Les Cynognathia comprendraient, selon Hopson et Kitching, deux groupes-frères, les Cynognathidae et les Tritylodontoidea ; ces derniers incluraient les Diademodontidae,

Trirachodontidae, Traversodontidae et Tritylodontidae. L'ensemble des Cynognathia serait caractérisé par une seule synapomorphie :

1. Jugal avec lame descendante sur la racine antérieure de l'arcade zygomatique.

Ce qui unirait les Cynognathidae aux « Tritylodontoidea » paraît bien discutable : un seul caractère, et d'expression si diverse qu'il est bien douteux qu'il s'agisse d'une synapomorphie. Chez les Cynognathidae, on observe en tout et pour tout un faible tubercule, simple renflement du bord inférieur du jugal. Parmi les « Tritylodontoidea », les Diademodontidae et les Trirachodontidae présentent un très fort processus descendant du jugal. Chez les Traversodontidae, on observe les situations les plus diverses : chez certains — même parmi les plus primitifs, comme *Andescynodon* et *Rusconiodon* — le bord inférieur du jugal est parfaitement rectiligne ; chez *Pascualgnathus*, on trouve un faible tubercule sur le bord inférieur du jugal ; chez *Exaeretodon*, le jugal porte bien un processus, mais ce processus est orienté latéralement. Aucun Traversodontidé ne montre en revanche de véritable processus descendant du jugal comparable à ce que l'on observe chez les Diademodontidae et les Trirachodontidae. Chez les Tritylodontidae, le bord inférieur du jugal est toujours dépourvu de tubercule.

En résumé, il est donc facile d'associer les Diademodontidae et les Trirachodontidae, qui présentent un véritable processus descendant du jugal ; mais les Cynognathidae ne peuvent guère être comparés qu'à certains Traversodontidae. En outre les Chiniquodontidae (qui ne font pas partie des Tritylodontoidea de Hopson et Barghusen) montrent une structure très semblable au tubercule ventral du jugal, à cette différence près qu'y participe également l'extrémité postérieure du maxillaire.

Il n'y a donc pas vraiment d'argument solide pour réunir en un groupe monophylétique les Cynognathidae et les Tritylodontoidea de Hopson et Barghusen.

Restent les Cynognathidae eux-mêmes, qui présenteraient les autapomorphies suivantes :

1. Postorbitaire fortement développé antéro-postérieurement, largement en contact avec le squamosal sur l'arcade zygomatique.
2. Perte des cuspides cingulaires sur les postcanines.

Si l'on reprend de façon plus synthétique les éléments du cladogramme de Hopson et Barghusen qui concernent les Galesauridae, les Thrinaxodontidae et les Cynognathidae, on constate que les Galesauridae sont les premiers à se détacher, suivis par les Thrinaxodontidae, groupe-frère de tous les Cynodontes évolués. Les Cynognathidae occupent, dans ce cladogramme, une position très éloignée de celle des Galesauridae.

On a vu les critiques qui peuvent être adressées à ce cladogramme : les ensembles y sont définis par des synapomorphies souvent à la fois peu nombreuses et discutables.

Je proposerai un autre type de relations phylogénétiques, en me basant essentiellement d'une part sur les caractères dentaires, et d'autre part sur l'architecture de l'arrière-crâne.

Si, parmi l'ensemble des Cynodontes à nombre réduit d'incisives, Hopson et Barghusen considèrent les Galesauridae comme les plus prématurément détachés, c'est uniquement parce que ces derniers ont encore un palais secondaire ouvert, comparable à celui des Procynosuchidae. Mais on sait que la fermeture du palais secondaire intervient chez des Cynodontes notoirement plus plésiomorphes par leur formule dentaire, les Dviniidae, et également chez certains Thérocéphales. Ce caractère, sujet à apparaître par parallélisme, ne peut pas être

retenu. On peut ajouter d'ailleurs qu'au moins un Thrinaxodontidé, *Nanictosaurus rubidgei*, présente un palais secondaire encore ouvert. On remarquera en outre que, chez les Thrinaxodontidae à palais secondaire fermé, cette fermeture se fait par simple accolement, sans suture, des lames palatales droite et gauche, ainsi qu'on peut s'en convaincre en observant les spécimens les mieux dégagés, par la méthode de préparation à l'acide. Il y a donc plus une différence de proportions qu'une différence de structure entre les palais secondaires fermés des Thrinaxodontidae et les palais secondaires ouverts des Galesauridae : les lames palatales des premiers sont seulement un peu plus étendues en direction médiale que les lames palatales des seconds.

Les Galesauridae sont caractérisés par la perte complète du cingulum lingual sur les postcanines ; les cuspides de ces postcanines sont très fortement comprimées latéralement et constituent un bord tranchant. Ces deux traits sont communs aux Galesauridae et aux Cynognathidae. D'autre part, la face occipitale du crâne des Galesauridae présente des caractéristiques qui annoncent celles que l'on trouvera chez les Cynognathidae : le bord dorsal du squamosal ne présente aucune échancrure entre la portion zygomatique et le processus pariétal, de sorte que, en vue occipitale, la crête occipitale passe, sans rupture de pente, au bord dorsal de l'arcade zygomatique. Précisons cependant que ce caractère n'est pas toujours apparent sur les figurations qui sont données des Galesauridae : l'occiput des Galesauridae étant incliné, bord dorsal vers l'avant, certaines des vues occipitales sont parfois prises perpendiculairement au plan occipital et non pas parallèlement à l'axe basicrânien, ce qui fausse les perspectives et peut créer l'illusion de l'existence d'une échancrure dorsale du squamosal.

A mon avis, les Galesauridae et les Cynognathidae seraient donc unis par au moins deux synapomorphies, une denture strictement sectoriale, sans cingulum lingual sur les postcanines, et un effacement de l'échancrure du bord dorsal de la face occipitale du squamosal. Ils représenteraient une lignée particulière, distincte, de Cynodontes carnivores.

L'absence de spécialisations marquées des Thrinaxodontidae rend difficile la mise en évidence de leurs relations phylogénétiques.

La légère compression latérale de leurs postcanines, entraînant sur certaines d'entre elles une régression partielle du cingulum lingual à cuspides, m'a longtemps incité à penser que les Thrinaxodontidae étaient déjà engagés sur la voie menant aux formes carnivores que sont les Galesauridae et les Cynognathidae.

Cependant, l'arrière-crâne des Thrinaxodontidae montre une échancrure dorsale bien individualisée, bien que peu profonde, entre l'occiput proprement dit et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique. Ce trait les rapproche plutôt des Chiniquodontidae et des Cynodontes gomphodontes.

J'ai aujourd'hui tendance à estimer que ce caractère portant sur la structure crânienne présente une plus grande signification phylogénétique que le caractère dentaire, qui peut être purement adaptatif. Je suis donc tenté de placer les Thrinaxodontidae, sous toutes réserves, à la base de la lignée qui conduit aux Chiniquodontidae et aux Cynodontes gomphodontes.

La phylogénie que je propose s'écarte très considérablement de celles qui sont soutenues par Hopson et Kitching (1972), par Kemp (1979 ; 1982) et par Hopson et Barghusen (1986), pour lesquels les Cynognathidae présenteraient d'étroites affinités avec les Cynodontes gomphodontes. L'anatomie des Cynodontes gomphodontes sera exposée plus loin, et leur position phylogénétique sera alors discutée. Ce que l'on peut dire dès maintenant, cependant,

c'est que les Cynognathidae semblent surtout se rapprocher des Cynodontes gomphodontes par le grand développement de leur dentaire et la réduction corrélative de leurs os postdentaires, ainsi que par la grande profondeur du sillon de la face externe du squamosal (méat auditif externe). Or on remarquera que le dentaire des Cynognathidae, malgré ses grandes dimensions, a gardé certaines caractéristiques morphologiques du dentaire des Cynodontes primitifs, puisqu'il ne présente pas de processus articulaire, alors que ce processus existe, au moins à l'état d'ébauche, chez les Cynodontes gomphodontes. Quant à la gouttière de la face externe du squamosal, elle est effectivement profonde aussi bien chez les Cynognathidae que chez les Cynodontes gomphodontes, mais sa forme aussi bien que son orientation sont extrêmement différentes dans les deux groupes.

En conclusion, je suis donc amené à considérer qu'en dépit de ressemblances superficielles avec les « Tritylodontoidea », les Cynognathidae montrent surtout des affinités avec les Galesauridae et représentent le stade le plus achevé d'une lignée à adaptation carnivore. Cette lignée n'inclut cependant pas tous les Cynodontes carnivores à nombre d'incisives réduit. Il est possible d'établir, en effet, que les Chiniquodontidae, dont les derniers représentants ont des dents sectoriales, débutent par des formes aux postcanines élargies, dont la structure pourrait être qualifiée de prégomphodonte. Quant aux Trithelcdontidae, encore mal connus, ils diffèrent tant des autres Cynodontes à nombre d'incisives réduit, aussi bien par leur anatomie crânienne que par leur structure dentaire, qu'il est difficile de concevoir qu'ils puissent présenter des affinités étroites avec ceux-ci, alors qu'on peut envisager, avec prudence, qu'ils puissent représenter la fin d'un rameau très précocement détaché d'un stock de Cynodontes primitifs.

V — LES CHINIQUODONTIDAE : UNE FAMILLE AUX MULTIPLES ADAPTATIONS DENTAIRES

Les Chiniquodontidae ont longtemps été considérés comme comprenant exclusivement des formes carnivores d'Amérique du Sud. Il revient à Hopson et Kitching (1972) d'avoir signalé qu'*Aleodon*, un genre de Tanzanie aux postcanines élargies, devait être rapporté lui aussi aux Chiniquodontidae. Il apparaît, en fait, que seuls quelques Chiniquodontidae spécialisés avaient acquis des postcanines strictement sectoriales. Cette conception nouvelle conduit à étendre la famille des Chiniquodontidae à d'autres Cynodontes, tant sud-américains qu'africains, qui avaient initialement été placés dans d'autres familles.

Définition de la famille des Chiniquodontidae Huene, 1936. — Cynodontes de dimensions très variables, chez lesquels le palais secondaire, complètement fermé dans le plan de symétrie, atteint ou dépasse le niveau des dernières postcanines. Le museau est robuste et assez court. La crête sagittale est bien marquée ; le foramen pinéal est réduit ou absent. La barre sousorbitaire et l'arcade zygomatique sont fortes, mais la barre postorbitaire reste toujours relativement mince. Il existe une forte angulation entre le bord inférieur du maxillaire et le bord inférieur de l'avant du jugal, de sorte que le bord ventral de l'arcade zygomatique est situé beaucoup plus dorsalement que le bord alvéolaire du maxillaire. Les fosses temporales sont grandes. Le bord dorsal de la face occipitale du crâne montre une profonde échancrure entre la portion zygomatique et le processus pariétal du squamosal. Le processus pariétal du squamosal s'étale en une vaste lame dont une portion importante est postérieure à la racine postéro-médiale de

l'arcade zygomatique. La gouttière de la face externe du squamosal est assez peu profonde. L'axe basicrânien est court et large. Le condyle occipital est très distinctement dédoublé. Le dentaire est remarquable non seulement par ses grandes dimensions, mais aussi par la nette différenciation d'un processus articulaire, très détaché aussi bien de l'apophyse coronoïde que de l'apophyse angulaire. Les os postdentaires sont très réduits, et il y a un contact entre surangulaire et squamosal. La denture comporte typiquement quatre incisives supérieures et trois incisives inférieures par demi-mâchoire. Les canines sont fortes. Les postcanines ne sont jamais très grandes; elles présentent une structure très variable : chez les premiers Chiniquodontidae, elles montrent un cingulum lingual très développé et réalisent donc un type de structure qui annonce les postcanines gomphodontes. Ce cingulum lingual est totalement résorbé chez certains Chiniquodontidae, dont la denture est strictement sectoriale.

Composition de la famille

La famille des Chiniquodontidae comprendrait à mon avis les genres *Aleodon, Belesodon, Chiniquodon, Cistecynodon, Cromptodon, Probainognathus* et *Probelesodon*, ainsi que l'espèce décrite sous le nom de « *Thrinaxodon brasiliensis* ».

Le genre *Aleodon* Crompton, 1955, ne comporte qu'une seule espèce, *Aleodon brachyrhamphus* Crompton, 1955, représentée par un matériel assez abondant mais fragmentaire et mal conservé provenant de la Formation de Manda, Trias moyen de la vallée de la Ruhuhu, Tanzanie. *Aleodon* serait un Chiniquodontidé archaïque, aux postcanines élargies dont la structure évoquerait celle qu'on s'attendrait à trouver à la base de la lignée des Cynodontes gomphodontes.

Le genre *Belesodon* Huene, 1936, ne comporte lui aussi qu'une seule espèce, *Belesodon magnificus* Huene, 1936. *Belesodon? argentinus* Cabrera, 1943, n'est pas un Chiniquodontidé mais un Traversodontidé; *Belesodon neidermeyeri*, mentionné par Hopson (1964), n'a jamais été décrit. *Belesodon magnificus* est l'un des premiers Chiniquodontidae décrits. Il provient de la Formation de Santa Maria, Trias moyen du Rio Grande do Sul, Brésil.

Le genre *Chiniquodon* Huene, 1936, mal connu, paraît très voisin de *Belesodon*, dont il est peut-être synonyme. Il n'est représenté que par l'espèce *Chiniquodon theotonicus*, provenant de la Formation de Santa Maria, Trias moyen du Rio Grande do Sul, Brésil.

Le genre *Cistecynodon* Brink et Kitching, 1953, est lui aussi monospécifique. L'espèce *Cistecynodon parvus* n'est connue que par son spécimen-type, un très petit crâne avec sa mandibule en connexion, découvert dans des couches de la zone à *Cynognathus* (sommet du Trias inférieur) de la Province du Cap, Afrique du Sud. *Cistecynodon* a été placé par les auteurs soit parmi les Galesauridae, soit parmi les Cynognathidae. Avec les réserves qu'impose un spécimen unique et incomplètement préparé, je pense plutôt que *Cistecynodon parvus* doit être considéré comme l'un des tout premiers Chiniquodontidae.

Le genre *Cromptodon* Bonaparte, 1972, ne comporte que l'espèce *Cromptodon mamiferoides* Bonaparte, 1972, connue seulement par son spécimen-type, une petite mandibule réduite aux deux dentaires, provenant de la Formation du Rio Mendoza, sommet du Trias inférieur. Province de Mendoza, Argentine. *Cromptodon* a été décrit par Bonaparte comme un Galésauridé (au sens large). Il s'agit à mon avis d'un Chiniquodontidé primitif, aux postcanines élargies par un épais cingulum lingual à cuspides accessoires.

Le genre *Probainognathus* Romer, 1970, comprend seulement une espèce, *Probainognathus jenseni*, connue par plusieurs spécimens provenant de la Formation de Chañares, Trias moyen de la Province de La Rioja, Argentine. Il s'agit d'un petit Cynodonte au crâne léger. Romer

avait cru y voir une double articulation crânio-mandibulaire, entre carré et articulaire d'une part, squamosal et dentaire d'autre part ; pour cette raison, il avait placé *Probainognathus* dans une famille particulière, les Probainognathidae (Romer, 1973). Crompton et Hylander (1986 : 267-270, fig. 1-3) ont montré ultérieurement que la deuxième articulation crânio-mandibulaire se fait non pas entre squamosal et dentaire, mais entre squamosal et surangulaire. Il n'y a donc plus lieu, semble-t-il, de séparer *Probainognathus* des Chiniquodontidae.

Probelesodon Romer, 1969*a*, est un genre de Chiniquodontidae à postcanines sectoriales. Il comprend à mon avis deux espèces valides, *Probelesodon lewisi* Romer, 1969*a*, et *Probelesodon kitchingi* Teixeira, 1982. *Probelesodon lewisi*, représenté par un matériel abondant, provient de la Formation de Chañares, Trias moyen de la Province de La Rioja, Argentine. *Probelesodon minor* Romer, 1973, en est très vraisemblablement synonyme. *Probelesodon kitchingi*, connu seulement par son spécimen-type, un crâne sans mandibule, provient des niveaux inférieurs de la Formation de Santa Maria, Trias moyen, Rio Grande do Sul, Brésil.

Enfin, l'espèce « *Thrinaxodon brasiliensis* » Barberena, Bonaparte et Teixeira, 1987, malgré une ressemblance superficielle avec *Thrinaxodon*, doit très certainement être rapportée aux Chiniquodontidae, à en juger par son très long palais secondaire et par la forme de son dentaire. « *Thrinaxodon brasiliensis* » n'est connu que par son spécimen-type, un crâne incomplet avec sa mandibule, provenant de la Formation de Santa Maria, Trias moyen, Rio Grande do Sul, Brésil.

Relations phylogénétiques des Chiniquodontidae

Quand Huene (1936) a créé la famille des Chiniquodontidae pour les genres *Chiniquodon* et *Belesodon*, il n'en a donné qu'une définition très courte et très incomplète, mais l'a rapprochée de la famille des Cynognathidae (Huene, 1936 : 155-157).

Watson et Romer (1956 : 63-64), suivis par Lehman (1961*a* : 178-179), ont considéré les genres *Cistecynodon*, *Belesodon* et *Chiniquodon* comme des représentants de la famille des Cynognathidae. Lehman a cependant placé *Belesodon* et *Chiniquodon* dans une sous-famille particulière, les Chiniquodontinae, et il a rappelé que ces formes ont un crâne qui présente des proportions comparables à celles des Thrinaxodontidae.

Les affinités possibles des Chiniquodontidae avec les Thrinaxodontidae avaient déjà été notées par Huene (1942), qui estimait que les genres *Belesodon* et *Chiniquodon* descendaient probablement de Thrinaxodontidae sud-africains. Cette conception a été développée notamment par Bonaparte (1966*b* ; 1978) et par Romer (1969*b* ; 1970).

« Leurs proportions générales et quelques détails (tels que la denture) indiquent qu'ils sont apparentés aux Thrinaxodontidae dont ils dérivent, comme le suggère Bonaparte (1966), mais l'état notablement évolué du palais semble à lui seul justifier que Huene ait créé pour eux la famille des Chiniquodontidae. » (Romer, 1969*b* : 15).

« ... Les Chiniquodontidés sont des Cynodontes tout à fait généralisés, qu'on peut facilement faire dériver des Thrinaxodontidés du Trias inférieur mais qui sont plus évolués par certains caractères. » (Romer, 1970 : 11).

« A la différence des Cynognathidae, cette famille [les Chiniquodontidae] présente une région temporale étendue axialement, rappelant les caractères des Galesauridae [au sens large, incluant les

Thrinaxodontidae]. De même le type de connexion entre l'arc temporal et la crête occipitale indique des relations avec cette famille, d'où il est très possible qu'elle ait tiré son origine. » (BONAPARTE, 1978 : 356).

En 1982, j'avais cru pouvoir rapprocher les Chiniquodontidae et les Cynognathidae, les considérant comme deux groupes-frères représentant la fin d'une lignée constituée par les Cynodontes carnivores :

« La disparition totale du cingulum lingual des postcanines, telle qu'elle se produit chez *Cynognathus*, me semble un caractère important, apomorphe par rapport à l'état représenté chez les Procynosuchidae et chez *Thrinaxodon*. Ce caractère est partagé par les Cynognathidae, les Chiniquodontidae et les Galesauridae du type de *Galesaurus*. Mais tandis que *Galesaurus* garde des caractères crâniens et mandibulaires à l'état plésiomorphe, les Cynognathidae et Chiniquodontidae présentent un palais secondaire osseux complètement fermé, une articulation crânio-mandibulaire supplémentaire entre squamosal et surangulaire et un dentaire développé. Les Cynognathidae et les Chiniquodontidae semblent donc pouvoir être considérés comme des groupes-frères, constituant ensemble le groupe-frère des Galesauridae du type de *Galesaurus*. » (BATTAIL, 1982 : 165, fig. 1).

La conception exprimée par KEMP (1982) sur la position systématique des Chiniquodontidae est toute autre :

« La parenté des Chiniquodontidés avec les autres Cynodontes évolués, à la fois les formes herbivores et les Cynognathidés, se manifeste par l'agrandissement du dentaire et la réduction des os post-dentaires, l'articulation mandibulaire accessoire surangulaire-squamosal, la présence de postcanines ayant des relations d'occlusion, le méat auditif externe, et le rétrécissement caractéristique de la région basicrânienne de la boite crânienne. A moins que l'on suppose que tous ces traits ont évolué parallèlement, on doit conclure que les Chiniquodontidés ont divergé à partir de cette même lignée post-galésauride qui a conduit à ces autres formes. De plus, certains traits indiquent que les Chiniquodontidés étaient plus proches phylogénétiquement des groupes herbivores que des Cynognathidés. La grande fenêtre temporale et l'émargination profonde en forme de V entre l'occiput et la racine de l'arcade zygomatique sont des caractères des herbivores plutôt que de *Cynognathus*. Certes ces caractères ne démontrent pas de manière péremptoire que les Chiniquodontidés n'étaient pas plus proches des Cynognathidés, car les structures de ces derniers sont probablement une modification de structures ressemblant plus à celles de *Diademodon*. Cependant d'autres caractères plus mineurs, tels que la réduction de la lame ptérygoïdienne latérale du palais, tendent à confirmer l'idée d'une parenté avec les herbivores (fig. 87). » (KEMP, 1982 : 210).

Ces propos prudents ne trouvent pas leur exacte traduction dans l'arbre phylétique proposé par KEMP (1982, fig. 87), où les Chiniquodontidae se trouvent intercalés entre les Cynodontes gomphodontes d'une part et les Tritylodontidae d'autre part, sans que soit apportée une justification au choix de cette position précise.

Le cladogramme proposé par HOPSON et BARGHUSEN (1986, fig. 12 et tableau 4) donne encore une autre version de la position des Chiniquodontidae parmi les Cynodontes. Chiniquodontidae et Probainognathidae y sont considérés comme deux familles distinctes, mais sœurs, constituant ensemble la superfamille des Chiniquodontoidea. Ces Chiniquodontoidea seraient le groupe-frère d'un vaste ensemble que HOPSON et BARGHUSEN nomment les Cynognathia, et qui serait composé des Cynognathidae d'une part et des Tritylodontoidea d'autre part, ces derniers comprenant les Diademodontidae, Trirachodontidae, Traversodontidae et Tritylodontidae.

Analysons maintenant les différentes conceptions proposées. L'idée maintes fois reprise selon laquelle les Chiniquodontidae dériveraient des Thrinaxodontidae a été exprimée avant l'introduction de la cladistique. Elle peut être aujourd'hui aisément réfutée : toutes les ressemblances qui ont été notées entre les Thrinaxodontidae et les Chiniquodontidae portent

en effet sur des caractères plésiomorphes, impropres par nature à déterminer des relations de proche parenté. On verra cependant plus loin que l'existence d'un grand nombre de symplésiomorphies entre les Thrinaxodontidae et les Chiniquodontidae n'est pas dépourvue de toute signification.

L'idée d'un rapprochement des Chiniquodontidae avec les Cynognathidae, également souvent exprimée, et que j'avais reprise en 1982, reposait sur des bases fragiles — essentiellement l'existence d'une denture sectoriale dans l'une et l'autre famille. Or il est maintenant clairement établi que seuls certains représentants spécialisés de la famille des Chiniquodontidae ont une denture sectoriale, et que cette famille débute par des formes aux postcanines considérablement élargies, annonçant les postcanines des Cynodontes gomphodontes. Il n'y a donc plus lieu de croire à l'existence de liens phylogénétiques étroits entre Chiniquodontidae et Cynognathidae.

Comme le pense Kemp (1982), c'est effectivement avec les Cynodontes « herbivores » (gomphodontes) que les Chiniquodontidae présentent le plus de caractères dérivés communs. Mais il est difficile de le suivre quand il fait diverger les Chiniquodontidae après les Cynodontes gomphodontes et avant les Tritylodontidae : une telle position supposerait en effet que les Chiniquodontidae aient subi un grand nombre de réversions par rapport aux Cynodontes gomphodontes, réversions portant sur les structures dentaires (retour des postcanines à un état que tout désigne comme prégomphodonte) et également sur les structures crâniennes (retour à des proportions crâniennes voisines de celles de *Thrinaxodon*, réduction de la gouttière de la face externe du squamosal, réapparition d'un processus carré du ptérygoïde...).

La phylogénie proposée par Hopson et Barghusen (1986) a déjà été discutée au chapitre précédent. Il est important de noter qu'elle a été remise en cause par ses auteurs eux-mêmes, dans un addenda à leur article qui modifie de façon très sensible leur conception de la phylogénie des Cynodontes évolués et mérite à ce titre d'être traduit *in extenso*.

« Une nouvelle préparation basicrânienne de *Probainognathus* et de *Chiniquodon* révèle la présence de foramens des carotides internes chez ces Cynodontes chiniquodontoïdes. En conséquence, la perte des foramens des carotides internes caractérise seulement les Cynognathia. Ceci affaiblit l'argumentation pour apparenter les Chiniquodontoidea aux Cynognathia plutôt qu'aux Ictidosauria + Mammalia. Dans l'hypothèse phylogénétique qui constitue l'autre terme de l'alternative (...), une articulation mandibulaire accessoire entre squamosal et surangulaire serait une synapomorphie de *tous* les Cynodontes post-thrinaxodontides (nœud 41 dans la figure 12), y compris les ancêtres des Ictidosauria + Mammalia. Ceci ne laisse que les caractères 42.2 (dentaires fusionnés à la symphyse) et 42.3 (ptérygoïdes et basisphénoïde formant une poutre basicrânienne ventrale allongée) pour lier les Chiniquodontoidea aux Cynognathia, mais ces traits sont contrebalancés par le caractère 46.1 (palais secondaire osseux s'étendant jusqu'à l'extrémité postérieure de la série dentaire) et par la perte des plaques costales, qui lient les Chiniquodontoidea avec les Ictidosauria + Mammalia. Comme le caractère 46.1 ne présente plus une synapomorphie unissant seulement les Probainognathidae et les Chiniquodontidae, la nature monophylétique des Chiniquodontoidea est mise en question. Ainsi, à présent, les parentés de ces deux familles l'une avec l'autre et avec les Cynognathia et les Ictidosauria + Mammalia doivent être considérées comme incertaines. » (Hopson et Barghusen, 1986 : 83-84).

Ce texte est à la fois intéressant par l'information qu'il apporte et discutable quant aux conclusions qu'il contient.

Tout d'abord, pour que la nature monophylétique des « Chiniquodontoidea » puisse être mise en question, il faudrait que les Chiniquodontidae et les Probainognathidae soient clairement distincts ; or à mon avis ce n'est nullement le cas : Hopson et Barghusen ont placé

tout à fait artificiellement *Probainognathus* en dehors des Chiniquodontidae. Les deux seuls caractères (47.1 et 47.2) qu'ils reconnaissent comme des autapomorphies des Probainognathidae ne sont en effet que des caractères de Chiniquodontidae développés de façon extrême. L'articulation supplémentaire entre surangulaire et squamosal que l'on trouve chez *Probainognathus* est annoncée chez le Chiniquodontidae par un contact entre ces os. Quant à la réduction des cuspides cingulaires des postcanines, elle est en effet totale chez *Probainognathus*, mais elle l'est aussi chez le Chiniquodontidé *Probelesodon*; et cette réduction est également très nettement amorcée chez d'autres Chiniquodontidae moins spécialisés tels que *Chiniquodon*. HOPSON et BARGHUSEN négligent d'autre part au moins une synapomorphie qui unit *Probainognathus* aux Chiniquodontidae : l'étalement très marqué du processus pariétal du squamosal, qui se développe en direction postérieure bien au-delà de l'arcade zygomatique, rapproche *Probainognathus* des Chiniquodontidae, et d'eux seulement. Il n'y a donc pas lieu, à mon avis, de séparer *Probainognathus* des Chiniquodontidae.

La question du palais secondaire mérite elle aussi d'être examinée attentivement. HOPSON et BARGHUSEN considèrent en effet comme une éventualité possible que le très grand développement postérieur du palais secondaire soit une synapomorphie des « Chiniquodontoidea » et de l'ensemble Ictidosauria + Mammalia. C'est oublier, me semble-t-il, que si le palais secondaire est effectivement très long dans tous ces groupes, il n'est cependant pas toujours construit de la même façon. Chez les « Chiniquodontidea », en effet, l'arrière du palais secondaire est constitué exclusivement par le palatin, le maxillaire étant réduit à ce niveau à une étroite bande osseuse, portant les dernières postcanines.

Chez les Ictidosauria et les Mammalia, comme le montrent les schémas de HOPSON et BARGHUSEN eux-mêmes (1986, fig. 14C, D), l'arrière du palais secondaire est constitué, de chaque côté, par une lame palatale du maxillaire, émise médialement aux dernières postcanines, et par une lame palatale du palatin, qui ne constitue donc plus que la portion médiale de l'arrière du palais secondaire, et est par conséquent sensiblement plus étroite que la lame palatale du palatin des « Chiniquodontoidea ». Dans la mesure où le palais secondaire des « Chiniquodontoidea » et celui des « Ictidosauria + Mammalia » n'ont pas la même structure, peut-on réellement considérer le seul trait qui leur reste en commun — le fort développement postérieur — comme une synapomorphie? Il est permis d'en douter.

Examinons enfin la question des foramens carotidiens. J'ai déjà eu l'occasion d'exposer que je n'accordais pas une grande importance à leur disparition car, ces foramens étant très petits même chez les Cynodontes les plus primitifs, ils n'ont certainement pas pu permettre à eux seuls une vascularisation artérielle suffisante du cerveau. En d'autres termes, l'autre circuit vasculaire qui devait nécessairement être en place lors de la disparition de ces foramens a probablement dû s'établir bien avant cette disparition, à un stade précoce de l'évolution des Cynodontes. Les foramens carotidiens n'étaient donc, dès ce moment, que des structures vestigiales, et leur disparition a pu intervenir de manière indépendante dans divers groupes. Cependant, si la disparition des foramens carotidiens n'est pas nécessairement une synapomorphie unissant tous les Cynodontes chez lesquels on la constate, la présence de ces foramens carotidiens est bien en revanche un caractère plésiomorphe, que l'on peut être surpris de rencontrer chez des formes aussi évoluées à certains égards que les Chiniquodontidae.

La façon dont j'envisage aujourd'hui la position phylogénétique des Chiniquodontidae tient compte de l'ensemble des observations formulées ci-dessus; elle diffère totalement des conceptions que j'avais exprimées antérieurement (BATTAIL, 1982).

Ce qui me paraît maintenant de loin le plus plausible, c'est que les Chiniquodontidae (où j'inclus *Probainognathus*) divergent précocement d'une lignée conduisant aux Cynodontes gomphodontes. Leur occiput a la même structure d'ensemble que celui des Cynodontes gomphodontes, avec notamment comme chez ces derniers une profonde échancrure dorsale du squamosal; il présente donc une spécialisation tout à fait opposée à celle des Cynodontes carnivores, chez lesquels cette échancrure s'efface. Les postcanines des Chiniquodontidae les plus primitifs sont nettement intermédiaires par leurs caractères entre celles des Procynosuchidae (postcanines à cingulum lingual modérément développé) et celles des Cynodontes gomphodontes (postcanines agrandies, très élargies par suite du fort développement du cingulum lingual). Les Chiniquodontidae sont donc, originellement, des formes prégomphodontes.

En raison des caractères très évolués de leur mandibule et de leur palais, on pourrait évidemment envisager, comme le fait Kemp (1982), que les Chiniquodontidae aient divergé au contraire tardivement, après les Cynodontes gomphodontes et avant les Tritylodontidae. Mais une telle hypothèse impliquerait, comme on l'a vu, un nombre considérable de réversions, et elle est donc peu vraisemblable. Aux quelques spécialisations remarquables que sont en particulier l'allongement du palais secondaire et le développement du processus articulaire du dentaire, les Chiniquodontidae associent en effet un nombre important de caractères plésiomorphes qui se traduisent par une certaine ressemblance avec les Thrinaxodontidae. L'existence de toute une série de symplésiomorphies entre les Thrinaxodontidae et les Chiniquodontidae n'est sans doute pas fortuite; elle suggère que chacune de ces familles se détache très près du point d'origine commun aux Cynodontes à nombre réduit d'incisives. Cependant, ce sont les Chiniquodontidae qui se rapprocheraient le plus de la lignée gomphodonte, même si l'évolution de cette famille conduit à des formes dont la denture devient finalement sectoriale.

VI — LES CYNODONTES GOMPHODONTES : DIADEMODONTIDAE, TRIRACHODONTIDAE ET TRAVERSODONTIDAE

On rassemble traditionnellement sous le nom de Cynodontes gomphodontes des Cynodontes qui ne diffèrent pas fondamentalement des autres par leurs structures crâniennes, mais dont les postcanines, élargies, présentent des relations d'occlusion assurant une large surface de contact entre les faces occlusales des postcanines supérieures et inférieures, et un emboîtement de chaque postcanine entre deux postcanines successives de la rangée dentaire opposée.

Initialement, tous les Cynodontes répondant à cette définition ont été placés dans une seule famille, les Diademodontidae, dont on détachait cependant parfois un genre sud-américain mal connu, *Gomphodontosuchus* (voir par exemple Watson et Romer, 1956 : 64-65). Il est vite apparu toutefois que les Cynodontes gomphodontes constituaient un groupe diversifié et, dès 1957, Crompton et Ellenberger reconnaissaient deux familles de Cynodontes gomphodontes, les Diademodontidae et les Traversodontidae.

Lehman (1961*a*) devait revenir à la conception d'une seule famille, les Diademodontidae, mais en la subdivisant en un certain nombre de sous-familles, dont les Traversodontinae.

Plus récemment, la connaissance des Cynodontes gomphodontes s'est affinée grâce à la découverte d'un important matériel complémentaire, en Afrique orientale et surtout en Amérique du Sud. L'examen de l'ensemble des Cynodontes gomphodontes a permis de discerner trois groupes maintenant généralement reconnus comme des ensembles naturels. Ces trois ensembles sont considérés soit comme des familles indépendantes, les Diademodontidae, Trirachodontidae et Traversodontidae (voir par exemple CROMPTON, 1972*b*), soit comme des sous-familles de la famille des Diademodontidae, les Diademodontinae, Trirachodontinae et Traversodontinae (HOPSON et KITCHING, 1972 : 76-80). La différence entre ces deux conceptions est de bien peu d'importance, les trois groupes retenus par les uns et les autres ayant sensiblement le même contenu, qu'ils aient rang de famille ou de sous-famille. Pour des raisons pratiques, j'ai choisi de considérer ces groupes principaux de Cynodontes gomphodontes comme autant de familles. On verra en effet que les Traversodontidae sont extrêmement variés : en leur accordant un statut familial, on se ménage la possibilité d'y discerner des groupes qui pourront être commodément désignés comme des sous-familles ; si en revanche les Traversodontidae étaient mis au rang d'une sous-famille, les Traversodontinae, cette sous-famille devrait alors être éventuellement subdivisée en tribus, catégorie taxinomique qui n'a jusqu'à présent jamais été utilisée pour des Cynodontes.

Depuis CROMPTON et ELLENBERGER (1957), on a tendance à rapprocher les Tritylodontidae des Traversodontidae, ou de quelques-uns d'entre eux au moins, sur la base de certains caractères dentaires. Il subsiste cependant des différences considérables entre ces deux familles, comme on le verra au chapitre suivant, consacré aux Tritylodontidae. Associer les Cynodontes gomphodontes et les Tritylodontidae dans une superfamille des Tritylodontoidea, comme le font beaucoup d'auteurs récents, et notamment HOPSON et KITCHING (1972) et HOPSON et BARGHUSEN (1986), me paraît donc mal établi et doit à mon avis être évité, au moins dans l'état actuel de nos connaissances.

A — LES DIADEMODONTIDAE

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES DIADEMODONTIDAE Haughton, 1924*b*. — Cynodontes d'assez grandes dimensions. Le museau, long et assez étroit, présente une constriction en arrière des canines. Les fosses temporales sont grandes. La crête sagittale est bien marquée ; le foramen pinéal est très réduit. Le jugal émet, à l'aplomb de l'arrière de l'orbite, un très fort processus descendant. La barre postorbitaire est relativement grêle. L'arcade zygomatique, très haute, est particulièrement massive dans sa région postérieure ; son bord inférieur est fortement concave vers le bas. La gouttière de la face occipitale du squamosal, profonde, a un très grand développement dorso-ventral. Le palais secondaire, totalement fermé dans le plan sagittal, a son bord postérieur situé bien en avant des dernières postcanines. L'axe basicrânien est étroit. La mandibule présente un grand dentaire et des os postdentaires très réduits. Le dentaire montre une apophyse coronoïde élevée, au bord supérieur arrondi, un processus articulaire distinct mais peu développé, et une région angulaire nettement marquée. La denture comporte quatre incisives supérieures et trois incisives inférieures par demi-mâchoire. La canine est bien développée. Les postcanines antérieures sont petites et unicuspides. Les suivantes, plus grandes, sont typiquement gomphodontes. Les dernières sont sectoriales, mais conservent au moins la trace d'un cingulum lingual à cuspides.

COMPOSITION DE LA FAMILLE

Deux genres, *Diademodon* Secley, 1895*b*, et *Titanogomphodon* Keyser, 1973. De très nombreux autres genres ont été décrits. La plupart tombent incontestablement en synonymie

avec *Diademodon*. D'autres sont établis à partir d'un matériel incomplet, mal conservé, dont le rattachement à *Diademodon* apparaît comme probable mais ne peut pas nécessairement être strictement démontré.

Le genre *Diademodon* ne comporte probablement qu'une seule espèce assez polymorphe, *Diademodon tetragonus* Seeley, 1895*b* (GRINE, HAHN et GOW, 1978 ; BRADU et GRINE, 1979) ; ce point de vue n'est cependant pas partagé par BRINK (1979), qui reconnaît plusieurs espèces.

De *Diademodon tetragonus* Seeley, 1895*b*, seraient synonymes : *Diademodon brachytiara* Seeley, 1895*b* ; *Diademodon mastacus* Seeley, 1895*b* ; *Gomphognathus mastacus* (Seeley, 1895*b*) Broom, 1919 ; *Diademodon browni* Seeley, 1895*b* ; *Gomphognathus browni* (Seeley, 1895*b*) Broom, 1919 ; *Gomphognathus kannemeyeri* Seeley, 1895*c* ; *Diademodon kannemeyeri* (Seeley, 1895*c*) Haughton et Brink, 1954 ; *Gomphognathus polyphagus* Seeley, 1895*c* ; *Diademodon polyphagus* (Seeley, 1895*c*) Haughton et Brink, 1954 ; *Diademodon entomophonus* Seeley, 1908*b* ; *Gomphognathus dimorphodon* Seeley, 1908*a* ; *Gomphognathus minor* Broom, 1911 ; *Diademodon platyrhinus* Broom, 1913*b* ; *Cyclogomphodon platyrhinus* (Broom, 1913*b*) Broom, 1919 ; *Octagomphus woodi* Broom, 1919 ; *Protacmon brachyrhinus* Watson, 1920 ; *Gomphognathus grossarthi* Broili et Sehröder, 1935*a* ; *Diademodon grossarthi* (Broili et Schröder, 1935*a*) Haughton et Brink, 1954 ; *Gomphognathus broomi* Broili et Sehröder, 1935*a* ; *Diademodon broomi* (Broili et Sehröder, 1935*a*) Brink et Kitching, 1953 ; *Gomphognathus haughtoni* Broili et Schröder, 1935*a* ; *Diademodon haughtoni* (Broili et Schröder, 1935*a*) Haughton et Brink, 1954 ; *Sysphinctostoma smithi* Broili et Schröder, 1936 ; *Protacmon reubsameni* Broom, 1950 ; *Diademodon parringtoni* Brink, 1955 ; *Diademodon laticeps* Brink, 1955 ; *Diademodon rhodesiensis* Brink, 1963 ; *Cragievarus kitchingi* Brink, 1965*a*.

Cynochampsa laniarius Owen, 1860, pourrait bien être lui aussi un synonyme de *Diademodon tetragonus* ; décrit trente-cinq ans avant *Diademodon tetragonus*, il devrait donc avoir priorité si la synonymie entre les deux formes pouvait être prouvée. Cependant une telle synonymie, bien que probable, ne peut pas être formellement établie en raison du caractère extrêmement fragmentaire du type de *Cynochampsa laniarius*. Il vaut mieux considérer le spécimen-type de *Cynochampsa laniarius* comme impropre à toute comparaison précise — c'est le point de vue adopté par BROOM dès 1919 — ce qui conduit à faire de *Cynochampsa laniarius* un *nomen dubium*.

Diademodon tetragonus est surtout abondamment représenté dans la zone à *Cynognathus* (sommet du Trias inférieur) du bassin du Karoo, Afrique du Sud. Il survit au début du Trias moyen en Namibie (Formation d'Omingonde, région d'Etjo) et en Zambie (Formation de Ntawere, vallée supérieure de la Luangwa).

Le genre *Titanogomphodon* Keyser, 1973, n'est représenté que par une espèce de grandes dimensions, *Titanogomphodon crassus* Keyser, 1973, provenant de la région d'Etjo, nord de la Namibie. Formation d'Omingonde, base du Trias moyen.

B — LES TRIRACHODONTIDAE

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES TRIRACHODONTIDAE Romer, 1967. — Cynodontes de dimensions petites à moyennes. Le museau, court et robuste, présente une faible constriction en arrière des canines. Les fosses temporales sont grandes. La crête sagittale est bien marquée ; le foramen pinéal est très réduit. Le jugal émet un processus descendant, à l'aplomb de l'arrière de l'orbite. La barre postorbitaire est relativement grêle. L'arcade zygomatique, très haute, est particulièrement massive dans sa région postérieure ; son bord inférieur est nettement concave vers le bas. La gouttière de la face occipitale du

squamosal, profonde, a un très grand développement dorso-ventral. Le palais secondaire, totalement fermé dans le plan sagittal, a son bord postérieur situé bien en avant des dernières postcanines. L'axe basicrânien est étroit. La mandibule présente un grand dentaire et des os postdentaires très réduits. Le dentaire montre une apophyse coronoïde élevée, au bord supérieur arrondi, un processus articulaire distinct mais peu développé, et une région angulaire nettement marquée. La denture comporte quatre incisives supérieures et trois incisives inférieures par demi-mâchoire. La canine est bien développée. Les postcanines gomphodontes comportent typiquement trois grandes cuspides alignées labio-lingualement, ainsi qu'un cingulum antérieur et un cingulum postérieur, tous deux porteurs d'une série continue de très petites cuspides accessoires. La série des postcanines gomphodontes est suivie sans transition par une ou deux postcanines sectoriales. Les postcanines gomphodontes supérieures sont un peu plus développées labio-lingualement que les postcanines gomphodontes inférieures.

Les Trirachodontidae présentent, comme on peut le constater, des caractéristiques crâniennes très voisines de celles des Diademodontidae. Seuls les caractères dentaires différencient les deux familles.

Composition de la famille

Trois genres monospécifiques : *Trirachodon* Seeley, 1895*b*, *Cricodon* Crompton, 1955, et *Sinognathus* Young, 1959.

Le genre *Trirachodon* est représenté par l'espèce *Trirachodon berryi* Seeley, 1895*b*, qui aurait pour synonymes *Trirachodon kannemeyeri* Seeley, 1895*c*, *Trirachodon minor* Broom, 1905, *Trirachodontoides berryi* (Seeley, 1895*b*) Broom, 1932, *Gomphodontoides megalops* Brink et Kitching, 1951*b* et *Inusitaton smithi* Brink et Kitching, 1953.

La plupart des spécimens attribuables à *Trirachodon berryi* proviennent des couches de la zone à *Cynognathus* de la Province du Cap, Afrique du Sud. En outre, Keyser (1973) a décrit brièvement et figuré un spécimen de *Trirachodon* provenant de la Formation d'Omingonde (base du Trias moyen, nord de la Namibie).

Le genre *Cricodon*, très voisin de *Trirachodon*, est représenté par l'espèce *Cricodon metabolus* Crompton, 1955, connue par plusieurs spécimens fragmentaires provenant du Trias moyen de la Formation de Manda, Tanzanie.

Enfin le genre *Sinognathus*, dont la position systématique est longtemps restée incertaine, est bien un Trirachodontidé ainsi que l'a montré Sun (1988). Il est représenté par l'espèce *Sinognathus gracilis* Young, 1959, connue seulement par son spécimen-type, un crâne avec sa mandibule. Faune à *Sinokannemeyeria*, Formation d'Er-ma-Ying supérieure (base du Trias moyen), Shanxi, Chine du Nord.

C — Les Traversodontidae

Définition de la famille des Traversodontidae Huene, 1936. — Cynodontes de toutes dimensions. Le museau présente une faible constriction en arrière des canines. Les fosses temporales sont grandes. La crête sagittale est bien marquée ; le foramen pinéal est très réduit. Il n'y a pas de processus descendant du jugal ; cependant, chez certaines formes, le bord inférieur du jugal s'épaissit, à l'aplomb de l'orbite, en un tubercule. La barre postorbitaire est relativement grêle. L'arcade zygomatique est haute. La gouttière de la face occipitale du squamosal, peu profonde, a un grand développement dorso-ventral. Le palais secondaire, complètement fermé dans le plan sagittal, a son bord postérieur situé bien en avant des

dernières postcanines. Les rangées des postcanines droite et gauche ont tendance à se rapprocher du plan sagittal et ne s'écartent que faiblement l'une de l'autre vers l'arrière, de sorte que l'arrière de la série des postcanines supérieures occupe une position très médiale par rapport au bord latéral du crâne. L'axe basicrânien est étroit. L'occiput, étroit et élevé, forme avec l'arrière de l'arcade zygomatique une échancrure dorsale très profonde. La mandibule présente un grand dentaire et des os postdentaires très réduits. Le dentaire montre une apophyse coronoïde élevée, au bord supérieur arrondi, un processus articulaire bien marqué et une région angulaire différenciée, parfois développée en un véritable processus. La denture comporte typiquement quatre incisives supérieures et trois incisives inférieures par demi-mâchoire; cependant, chez certaines formes, le nombre des incisives supérieures se réduit à trois. Les postcanines sont toutes gomphodontes. Les postcanines supérieures comportent toujours deux cuspides principales, une grande cuspide labiale et une cuspide linguale un peu moins haute. Ces cuspides sont reliées entre elles par une crête basse, qui peut ou non se confondre avec le bord postérieur de la face occlusale, et qui porte chez certaines formes une cuspide située très près de la cuspide linguale; en avant de cette crête, la face occlusale est déprimée en un bassin, faiblement développé chez les premiers Traversodontidae, très vaste chez les grandes formes tardives. Les bords de la face occlusale, toujours nets, forment avec la muraille de la dent des arêtes vives, parfois légèrement crénelées. Les cuspides accessoires, de disposition variable, sont peu nombreuses. Les postcanines inférieures sont plus étroites que les postcanines supérieures. Elles comportent deux grandes cuspides accolées l'une à l'autre et situées très antérieurement : une cuspide labiale, haute et pointue, et une cuspide linguale un peu plus basse, mais plus large; ces deux cuspides principales constituent ensemble une crête orientée à peu près transversalement; en avant de la cuspide labiale existe parfois une cuspide accessoire. En arrière des deux cuspides principales se développe un talon plus étroit, dont la face occlusale prend la forme d'un bassin aux bords relevés, parfois porteurs de crénulations ou de petites cuspides.

Composition de la famille

Genres *Andescynodon, Exaeretodon, Gomphodontosuchus, Ischignathus, Massetognathus, Pascualgnathus, Rusconiodon, Scalenodon, Scalenodontoides, Theropsodon, Traversodon* et, peut-être, *Microscalenodon*.

La famille des Traversodontidae contient un grand nombre de taxons; elle a une vaste distribution géographique (Amérique du Sud, Amérique du Nord, Afrique australe et orientale, Europe, Inde) et présente une grande longévité (du sommet du Trias inférieur au Trias supérieur compris).

Le genre *Pascualgnathus* Bonaparte, 1966*c*, ne comporte qu'une seule espèce, *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte, 1966*c*, connue par deux crânes provenant du sommet du Trias inférieur de la Formation de Puesto Viejo, province de Mendoza, Argentine (Bonaparte, 1966*a*, *c*).

Les genres *Andescynodon* Bonaparte, 1966*b*, et *Rusconiodon* Bonaparte, 1970, sont représentés respectivement par les espèces *Andescynodon mendozensis* Bonaparte, 1966*b*, et *Rusconiodon mignonei* Bonaparte, 1970, provenant toutes deux du sommet du Trias inférieur de la Formation du Rio Mendoza, Province de Mendoza, Argentine.

Au genre *Scalenodon* Crompton, 1955, j'attribue les espèces suivantes : *Scalenodon angustifrons* (Parrington, 1946) Crompton, 1955 (espèce-type); *Scalenodon hirschsoni* Crompton, 1972*b*; *Scalenodon attridgei* Crompton, 1972*b*; ?*Scalenodon charigi* Crompton, 1972*b*; *Scalenodon drysdalli* (Brink, 1963) nov. comb.; ?*Scalenodon boreus* Tatarinov, 1973.

Les espèces *Scalenodon angustifrons, Scalenodon hirschsoni, Scalenodon attridgei* et ?*Scalenodon charigi* proviennent du Trias moyen de la Formation de Manda, vallée de la Ruhuhu, Tanzanie.

Scalenodon angustifrons, initialement décrit par Parrington en 1946 sous le nom de

Trirachodon angustifrons, a été placé dans le genre nouveau *Scalenodon* par CROMPTON en 1955. Il est connu par un matériel fragmentaire, mais relativement abondant. Les espèces *Scalenodon hirschsoni*, *Scalenodon attridgei* et ?*Scalenodon charigi* ne sont en revanche représentées que par leur spécimen-type : un crâne incomplet portant des postcanines bien conservées, pour *Scalenodon hirschsoni* ; un museau en bon état portant une denture supérieure complète, pour *Scalenodon attridgei* ; un maxillaire gauche incomplet, n'ayant conservé que deux postcanines, pour ?*Scalenodon charigi*, qui avait été initialement décrit par CROMPTON (1955) comme cf. *Gomphodontosuchus brasiliensis*.

Scalenodon drysdalli nov. comb. est connu dans la littérature sous le nom de *Luangwa drysdalli* Brink, 1963. Il est représenté par deux crânes provenant du Trias moyen de la Formation de Ntawere, vallée supérieure de la Luangwa, Zambie. La description nouvelle de la denture de cette espèce par KEMP (1980) ne laisse à mon avis guère de doute sur son appartenance au genre *Scalenodon*.

?*Scalenodon boreus* n'est connu que par deux postcanines isolées provenant de la région d'Orenburg, Russie, URSS, Formation de Donguz, Trias moyen.

Le genre *Theropsodon* Huene, 1950, ne comporte qu'une espèce, *Theropsodon njalilus* Huene, 1950, représentée seulement par son spécimen-type, un crâne avec sa mandibule en connexion, provenant du Trias moyen de la Formation de Manda, vallée de la Ruhuhu, Tanzanie. Je n'ai pas eu l'occasion d'examiner en détail le spécimen-type de *Theropsodon njalilus*. Selon HOPSON et KITCHING :

« cette forme est fondée sur un crâne complet mais mal conservé, avec la mandibule en place. Parce que plusieurs autres genres et espèces de Traversodontinés, non décrits pour la plupart, sont maintenant connus de la Formation de Manda et se différencient principalement sur la base de la morphologie des postcanines, qui n'est pas immédiatement accessible sur le spécimen-type de *T. njalilus*, nous pensons qu'il est préférable de le considérer comme un *nomen vanum*. » (HOPSON et KITCHING, 1972 : 80).

Il paraît pour le moins paradoxal d'éliminer le Traversodontidé de la Formation de Manda représenté par le spécimen le plus complet. Il est vrai cependant que le fait que la mandibule n'ait pas été séparée du crâne ne permet pas d'étudier avec précision la structure dentaire. Il n'est pas impensable que *Theropsodon njalilus* se révèle identique à l'une des espèces de *Scalenodon* (genre qui provient de la même formation géologique) ; dans ce cas, *Theropsodon* aurait priorité. Je pense donc qu'il est tout à fait prématuré d'abandonner ce taxon, dont le spécimen-type devra être mieux préparé et réétudié.

Au genre *Massetognathus* Romer, 1967, je reconnais deux espèces valides, *Massetognathus pascuali* Romer, 1967, et *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1974.

De *Massetognathus pascuali* sont à mon avis synonymes : *Massetognathus teruggii* Romer, 1967, *Massetognathus major* Romer, 1972, et *Megagomphodon oligodens* Romer, 1972. *Massetognathus pascuali* est connu par un grand nombre de spécimens provenant tous de la Formation de Chañares, Trias moyen, Province de la Rioja, Argentine.

L'espèce *Massetognathus ochagaviae*, moins bien représentée dans les collections, provient de la Formation de Santa Maria, Trias moyen, Rio Grande do Sul, Brésil.

Le genre *Traversodon* Huene, 1936, ne comporte qu'une seule espèce, *Traversodon stahleckeri* Huene, 1936, provenant de la Formation de Santa Maria, Trias moyen, Rio Grande do Sul, Brésil, et représentée par les restes fragmentaires de plusieurs individus. Une deuxième espèce, *Traversodon? major*, avait été décrite par HUENE en 1936, mais BARBERENA (1974) a montré qu'elle se rapporte en fait au genre *Exaeretodon*.

Le genre *Gomphodontosuchus* Huene, 1928, ne comprend que l'espèce *Gomphodontosuchus brasiliensis* Huene, 1928, représentée par un matériel fragmentaire provenant de la Formation de Santa Maria, Trias moyen, Rio Grande do Sul, Brésil.

Au genre *Exaeretodon* Cabrera, 1943, j'attribue deux espèces, *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, 1943, et *Exaeretodon vincei* (Bonaparte, 1963*a*) nov. comb.

D'*Exaeretodon frenguelli* seraient synonymes : *Traversodon*? *major* Huene, 1936; *Exaeretodon major* (Huene, 1936) Barberena, 1974; *Belesodon*? *argentinus* Cabrera, 1943; *Traversodon argentinus* (Cabrera, 1943) Huene, 1948; *Exaeretodon argentinus* (Cabrera, 1943) Bonaparte, 1962; *Theropsis robusta* Cabrera, 1943; *Exaeretodon statisticae* Chatterjee, 1982. En raison du caractère fragmentaire des spécimens-types, certaines de ces synonymies ne sont cependant pas établies avec certitude.

L'essentiel du matériel rapportable à *Exaeretodon frenguelli* provient d'Amérique du Sud, du Trias moyen de la Formation de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brésil, et du Trias supérieur de la Formation d'Ischigualasto, Province de San Juan, Argentine. En dépit de son éloignement géographique, le spécimen d'*Exaeretodon* provenant de la Formation de Maleri, Trias supérieur de l'État d'Andhra Pradesh, Inde, que CHATTERJEE a décrit en 1982 sous le nom d'*Exaeretodon statisticae*, ne me paraît pas anatomiquement séparable d'*Exaeretodon frenguelli* et doit donc, me semble-t-il, être rattaché à cette dernière espèce.

L'espèce *Exaeretodon vincei* nov. comb. a été initialement décrite par BONAPARTE (1963*a*) sous le nom de *Proexaeretodon vincei*; cependant, ses étroites affinités avec *Exaeretodon frenguelli* justifient à mon avis un rattachement au même genre. *Exaeretodon frenguelli* n'est connu que par son spécimen-type, qui provient de la base de la Formation d'Ischigualasto, Trias supérieur de la province de San Juan, Argentine.

Au genre *Scalenodontoides* Crompton et Ellenberger, 1957, on rattache l'espèce-type *Scalenodontoides macrodontes* Crompton et Ellenberger, 1957, et l'espèce ?*Scalenodontoides plemmyridon* Hopson, 1984, toutes deux connues seulement par un matériel pauvre.

Scalenodontoides macrodontes a été découvert dans le district de Mohale's Hoek, Lesotho. Il a été attribué par CROMPTON et ELLENBERGER (1957) à la Formation de Molteno, mais proviendrait en fait de la base de la Formation d'Elliot (Trias terminal), selon TURNER (1972).

?*Scalenodontoides plemmyridon* provient du Comté de Hants, Nouvelle-Écosse, Canada. Super-groupe de Newark, Groupe de Fundy, Formation de Wolfville, Trias supérieur.

Le genre *Ischignathus* n'est représenté que par son espèce-type *Ischignathus sudamericanus* Bonaparte, 1963*b*, connue par un très grand crâne avec sa mandibule, provenant de la base de la Formation d'Ischigualasto (Trias supérieur), Province de San Juan, Argentine.

Il reste enfin à envisager le genre *Microscalenodon* Hahn, Lepage et Wouters, 1988. En 1988, HAHN, LEPAGE et WOUTERS ont décrit deux dents isolées qu'ils ont attribuées à un Traversodontidé nouveau, *Microscalenodon nanus* nov. gen., nov. sp. L'une de ces dents, le spécimen-type, est considérée comme une postcanine supérieure, l'autre, comme une postcanine inférieure. Toutes deux proviennent d'un gisement du Rhétien inférieur du sud de la Belgique. Ces deux dents présentent effectivement une ressemblance frappante avec des postcanines de Traversodontidae. Toutefois, leurs dimensions très réduites (de l'ordre du millimètre) laissent planer un doute sur leur appartenance à cette famille, surtout si l'on considère que les Traversodontidae connus au sommet du Trias supérieur sont toujours de très grandes formes.

Relations phylétiques entre les groupes de Cynodontes gomphodontes

Si tous les auteurs s'accordent à reconnaître d'étroites affinités entre les Diademodontidae, les Trirachodontidae et les Traversodontidae, au point de les considérer parfois comme des sous-familles d'une famille unique, il n'y a pas en revanche de consensus sur le détail des relations phylétiques que ces groupes présentent entre eux.

La conception la plus communément répandue consiste à admettre une étroite parenté entre Diademodontidae et Trirachodontidae, et à considérer les Traversodontidae comme dérivant de Diademodontidae. C'est ce qui ressort, par exemple, du schéma phylogénétique proposé par Crompton (1972*b*, fig. 1), ou bien encore de la classification des Cynodontes présentée par Hopson et Kitching (1972 : 76-80). Dans les deux cas, ces auteurs ont eu tendance à opposer les Diademodontidae et Trirachodontidae, regardés comme primitifs, aux Traversodontidae, considérés comme évolués. On peut cependant contester le bien-fondé de cette appréciation, qui semble reposer au moins en partie sur l'illusion que les Traversodontidae succèdent chronologiquement aux Diademodontidae. Or, s'il est vrai que les Traversodontidae subsistent et se diversifient bien au-delà de l'extinction des autres Cynodontes gomphodontes, il n'en reste pas moins que leurs premiers représentants connus sont contemporains des premiers Diademodontidae et Trirachodontidae (Bonaparte, 1978). En fait, seule une analyse des caractères anatomiques peut nous éclairer sur les relations phylétiques des Cynodontes gomphodontes.

Les Diademodontidae regroupent des formes de grandes dimensions. Leur crâne est robuste dans l'ensemble, malgré un museau relativement fin, marqué d'une constriction en arrière des canines. L'arcade zygomatique est très puissante. La face occipitale du squamosal est creusée d'une profonde gouttière. Le caractère crânien le plus remarquable est l'existence d'un très fort processus descendant du jugal, situé sensiblement à l'aplomb de l'arrière de l'orbite.

Les crânes des Trirachodontidae diffèrent de ceux des Diademodontidae par leurs dimensions plus réduites et par leur museau plus large, mais ils présentent eux aussi une apophyse descendante du jugal.

Les Traversodontidae présentent une bien plus grande diversité dans leurs dimensions et dans leurs structures crâniennes. On notera cependant que la gouttière de la face occipitale du squamosal reste relativement peu profonde, et surtout qu'il n'existe jamais de véritable processus descendant du jugal. D'ailleurs, chez l'un des premiers genres connus, *Rusconiodon*, le jugal, grêle, ne présente aucune structure différenciée pour l'insertion du masséter, et le crâne, petit et de construction légère, rappelle beaucoup celui des Cynodontes peu spécialisés du type de *Thrinaxodon*.

Si l'existence d'un masséter très puissant semble bien être une caractéristique commune à tous les Cynodontes gomphodontes, l'insertion de ce masséter sur un processus descendant du jugal n'existe donc que chez les Diademodontidae et les Trirachodontidae, et constitue une synapomorphie de ces deux familles. Chez les Traversodontidae, l'état plésiomorphe est l'absence de structure particulière du jugal pour l'insertion du masséter (cas de *Rusconiodon*) ; une telle structure se développe néanmoins ultérieurement chez de nombreux Traversodontidae, mais elle prend des formes différentes : épaississement du bord inférieur du jugal chez

Andescynodon, formation d'un faible tubercule chez *Pascualgnathus*, développement d'un processus latéral chez *Exaeretodon* et chez *Ischignathus*.

Les caractères dentaires doivent être examinés avec une attention particulière : c'est en effet sur la base de la structure des postcanines qu'ont été séparés les trois groupes de Cynodontes gomphodontes.

Chez les Diademodontidae, les postcanines antérieures sont simples, de forme conique; les postcanines de rang moyen sont gomphodontes; les dernières sont semi-gomphodontes puis sectoriales.

Chez les Trirachodontidae, les postcanines sont gomphodontes, à l'exception de la dernière chez *Cricodon*, qui est comprimée latéralement et coupante.

Chez les Traversodontidae, enfin, toutes les postcanines sont gomphodontes.

Les postcanines gomphodontes elles-mêmes n'ont pas la même structure dans les trois groupes.

Chez *Diademodon*, leur couronne montre sur son pourtour une série de cuspides de dimensions très inégales, la plus développée de toutes étant une cuspide labiale. Cette cuspide principale est reliée à une forte cuspide linguale par une crête transversale mal définie, portant de petites crénulations disposées sans grande régularité. Les postcanines supérieures sont sensiblement plus larges que les postcanines inférieures.

Les postcanines de *Trirachodon* sont beaucoup moins développées antéro-postérieurement que celles des Diademodontidae. Elles comprennent une forte cuspide labiale et une forte cuspide linguale; les bords antérieur et postérieur de la couronne portent une série ininterrompue de très petites cuspides. Le centre de la couronne est occupé par un relief constitué par une crête transversale. Les postcanines inférieures ne diffèrent des postcanines supérieures que par leur largeur un peu moindre.

Les postcanines des Traversodontidae présentent une grande variété de forme et de structure; d'autre part, les postcanines inférieures diffèrent profondément des postcanines supérieures; les postcanines supérieures comportent toujours une forte cuspide labiale et une forte cuspide linguale; il existe parfois une « cuspide centrale », mais elle est très proche en fait de la cuspide linguale et provient probablement d'un dédoublement de cette dernière. Une crête transversale relie les cuspides principales; elle s'abaisse très sensiblement dans sa portion médiane. Les cuspides accessoires sont toujours en nombre très réduit. Les postcanines inférieures manifestent moins de variations que les postcanines supérieures. Elles comportent deux grandes cuspides, une cuspide labiale et une cuspide linguale, suivies par un talon; les cuspides accessoires sont peu nombreuses. Les postcanines inférieures sont beaucoup plus étroites que les postcanines supérieures.

Les postcanines gomphodontes de *Diademodon* apparaissent comme les moins modifiées par rapport à un modèle primitif représenté par les postcanines des Procynosuchidae. Pour passer de la postcanine des Procynosuchidae à la postcanine gomphodonte de *Diademodon*, il suffit en effet d'envisager :

— une expansion médiale du cingulum lingual à cuspides;

— une augmentation de taille de l'une des cuspides cingulaires (qui devient ce que j'appelle la cuspide linguale principale);

— la création d'un relief transversal reliant la cuspide labiale principale à la cuspide linguale principale;

— un accroissement du nombre des cuspides accessoires.

Il existe d'incontestables affinités de structure entre les postcanines gomphodontes de *Diademodon* et de *Trirachodon*. Chez *Diademodon* comme chez *Trirachodon*, ces dents comportent en effet de nombreuses petites cuspides formant avec les cuspides principales une série continue occupant tout le bord de la face occlusale. D'autre part, la partie centrale de la couronne porte un relief important, étiré transversalement — ensemble complexe de petites cuspides plus ou moins fusionnées entre elles chez *Diademodon*, crête allongée labio-lingualement chez *Trirachodon*.

Le nombre de cuspides accessoires occupant le pourtour des postcanines est plus grand chez *Diademodon* et *Trirachodon* que chez les Cynodontes primitifs. Ce nombre élevé de cuspides accessoires peut être considéré comme un caractère dérivé, qui n'est pas partagé par ailleurs par les Traversodontidae.

Quant au relief étiré transversalement, occupant la partie centrale de la couronne chez les Diademodontidae et Trirachodontidae, il n'a pas d'équivalent chez les autres Cynodontes. Chez *Dvinia*, certes, il y a une forte cuspide conique au centre de la couronne des postcanines supérieures; mais il s'agit là de la cuspide principale, et sa position centrale n'est que la conséquence du développement du cingulum, qui a gagné le côté labial de la dent, et qui d'ailleurs ne se referme pour former un anneau cingulaire complet que sur certaines postcanines seulement. Sur les postcanines inférieures de *Dvinia*, on observe de même la présence d'un cingulum labial; en outre, plusieurs petites cuspides se forment dans la partie centrale de la couronne, lingualement à la cuspide principale; elles ne s'élèvent jamais plus haut que les cuspides cingulaires, et ne constituent rien de comparable au relief observé chez les Diademodontidae et Trirachodontidae. La crête transversale des postcanines des Traversodontidae n'est pas non plus comparable à ce relief. Sur les postcanines supérieures des Traversodontidae, en effet, la crête qui unit la cuspide labiale principale à la cuspide linguale principale est formée par l'association de deux arêtes descendant chacune d'une de ces deux cuspides; elle est donc basse dans sa partie moyenne et ne constitue pas un relief indépendant. On pourrait certes être tenté de comparer la « cuspide centrale » de certains Traversodontidae au relief central de la couronne des Diademodontidae et Trirachodontidae; cependant, cette cuspide, malgré sa dénomination, se situe très près de la cuspide linguale et résulte probablement de son dédoublement; il s'agit d'autre part d'une structure qui n'existe pas chez les premiers représentants de la famille et qui n'apparaît que secondairement au cours de l'évolution de cette dernière. Quant à la crête transversale des postcanines inférieures des Traversodontidae, elle n'a pas non plus d'existence indépendante, puisqu'elle est constituée par les cuspides principales elles-mêmes, qui sont contiguës et forment ensemble un bord tranchant

Il ressort de l'analyse qui précède que, au sein des Cynodontes gomphodontes, les Diademodontidae et Trirachodontidae sont plus étroitement apparentés entre eux qu'avec les Traversodontidae, puisqu'ils présentent plusieurs synapomorphies qu'ils ne partagent pas avec ces derniers.

Ce point de vue s'oppose à celui, souvent exprimé, selon lequel l'origine des Traversodontidae se situerait parmi les Diademodontidae. La présence chez les Diademodontidae de postcanines antérieures pointues, de postcanines gomphodontes et de postcanines postérieures coupantes pourrait certes apparaître comme la marque d'un état transitoire entre denture carnivore et denture végétarienne; les Diademodontidae seraient alors considérés comme des formes intermédiaires entre des Cynodontes primitifs non gomphodontes et les Traversodonti-

dae. Cependant les postcanines gomphodontes des premiers Traversodontidae sont de structure plus simple que celles des Diademodontidae, puisqu'elles ne comportent qu'un nombre réduit de cuspides accessoires et sont dépourvues d'éminence indépendante entre les cuspides principales labiale et linguale. L'origine des Traversodontidae à partir d'un morphotype diadémodontide supposerait donc deux réversions affectant les postcanines gomphodontes : une réduction du nombre des cuspides accessoires et un effacement du relief transversal occupant la partie centrale de la couronne. Elle impliquerait en outre une diminution de taille — les premiers Traversodontidae étant très sensiblement plus petits que les Diademodontidae connus — ainsi qu'une réduction de l'apophyse descendante du jugal. C'est pourquoi il me paraît préférable de m'en tenir à l'hypothèse de l'évolution indépendante de deux lignées principales à partir d'un ancêtre commun : une lignée conduisant aux Traversodontidae d'une part, une lignée menant aux Diademodontidae et aux Trirachodontidae d'autre part (BATTAIL, 1983).

En première approximation, les Cynodontes gomphodontes semblent pouvoir être définis par un élargissement des postcanines — plus marqué pour les postcanines supérieures que pour les postcanines inférieures —, par l'existence de rapports d'occlusion entre postcanines supérieures et postcanines inférieures, et peut-être par la disparition des foramens carotidiens. Or les Tritylodontidae pourraient répondre eux aussi à cette définition. La question de leurs relations avec les Cynodontes gomphodontes et de leur inclusion éventuelle dans cet ensemble doit donc être posée.

VII — LES TRITYLODONTIDAE ET LEURS RELATIONS AVEC LES CYNODONTES GOMPHODONTES

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES TRITYLODONTIDAE Cope, 1884. — Cynodontes très spécialisés, de dimensions petites à moyennes. Il n'y a ni préfrontal, ni postorbitaire, et la barre postorbitaire est absente. Les frontaux participent aux bords des orbites. La crête sagittale est aiguë, dépourvue de foramen pinéal, et les pariétaux sont fusionnés. La boîte crânienne présente une paroi latérale complète ou presque complète dans la région orbito-temporale; le frontal est en contact avec un processus ascendant du palatin. La lame antérieure du prootique et l'épiptérygoïde sont très développés dorso-ventralement; il existe parfois des foramens distincts pour les branches maxillaire et mandibulaire du trijumeau. Le processus carré de l'épiptérygoïde n'atteint pas le carré. Le palais secondaire est bien développé, mais il n'atteint pas le niveau de l'arrière des rangées dentaires; il comporte une forte participation des palatins, dont la lame palatale est relativement étroite, mais très développée antéro-postérieurement. Les rangées des postcanines sont pratiquement parallèles l'une à l'autre, et rapprochées du plan sagittal. Il n'y a pas d'ectoptérygoïde. Les ptérygoïdes comportent des processus transverses toujours développés et des processus carrés de longueur très variable, mais n'atteignant cependant jamais le carré; il existe parfois une fosse interptérygoïdienne. Le jugal ne présente pas de processus descendant, mais on observe parfois un épaississement de son bord inférieur, à proximité de sa racine antérieure. Le squamosal, élevé dans sa portion zygomatique, se réduit dans sa portion occipitale; par suite, le quadratojugal et le carré n'ont que des contacts très limités, par leurs bords dorsaux, avec le squamosal; le quadratojugal n'est pas recouvert latéralement par le squamosal; le squamosal n'assure pas la suspension du carré au crâne; le squamosal n'a qu'un très court contact avec le processus paroccipital, ou n'a pas de contact du tout avec ce dernier. La portion dorso-médiale du carré va se loger dans la concavité de l'extrémité distale de la branche antérieure du processus paroccipital. Le condyle occipital est double. A la mandibule, le dentaire est très développé, tandis que les os postdentaires sont réduits à une baguette logée dans une gouttière de la face

médiale du dentaire; les dentaires ne sont pas fusionnés; chaque dentaire comporte une branche horizontale robuste, une apophyse coronoïde élevée, légèrement incurvée vers l'arrière, présentant sur sa face externe une très vaste fosse massétérine, et des processus articulaire et angulaire bien différenciés. Un coronoïde est présent. L'articulation crânio-mandibulaire se fait uniquement entre carré et articulaire : il n'y a pas d'articulation supplémentaire entre surangulaire et squamosal. L'articulaire et le surangulaire sont fusionnés. Aussi bien à la mâchoire supérieure qu'à la mâchoire inférieure, on compte au maximum trois incisives par demi-mâchoire, et l'une d'entre elles seulement présente un grand développement. Il n'y a pas de canines. Les postcanines possèdent plusieurs racines. Les postcanines supérieures sont composées de trois rangées longitudinales de cuspides en forme de croissant dont la concavité est tournée vers l'avant, les postcanines inférieures, de deux rangées longitudinales de cuspides en forme de croissant dont la concavité est tournée vers l'arrière. L'émail dentaire n'est pas de structure prismatique.

Composition de la famille

Je n'ai pas réétudié le détail de la systématique des Tritylodontidae. On trouvera ci-après la liste des espèces décrites, valides ou non, présentées dans l'ordre alphabétique des genres.

Genre **Bienotherium** Young, 1940

Espèce-type

Bienotherium yunnanense Young, 1940. Base de la Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine. Trias terminal ou Jurassique basal.

Autres espèces

Bienotherium elegans Young, 1940. Base de la Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine.
Bienotherium minor Young, 1947. Base de la Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine.
Bienotherium magnum Chow, 1962. Base de la Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine.

Genre **Bienotheroides** Young, 1982

Espèce-type

Bienotheroides wanhsienensis Young, 1982. Formation de Shaximiao supérieure, Sichuan, Chine. Partie supérieure du Jurassique moyen.

Autre espèce

Bienotheroides zigongensis Sun, 1986. Formation de Shaximiao inférieure, Sichuan, Chine, et Formation de Wucaiwan, Xinjiang, Chine. Base du Jurassique moyen.

Genre **Bocatherium** Clark et Hopson, 1985

Espèce-type et unique espèce

Bocatherium mexicanum Clark et Hopson, 1985. Groupe de Huizachal, Formation de La Boca, Mexique. Jurassique inférieur terminal ou Jurassique moyen.

Genre **Chalepotherium** Simpson, 1928

ESPÈCE-TYPE ET UNIQUE ESPÈCE

Chalepotherium plieningeri (Ameghino, 1903) Simpson, 1928. Couches ossifères rhéto-liasiques du Bade-Wurtemberg, Allemagne.

Genre **Dianzhongia** Cui, 1981

ESPÈCE-TYPE ET UNIQUE ESPÈCE

Dianzhongia longirostrata Cui, 1981. Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine. Trias terminal ou Jurassique basal.

Genre **Dinnebitodon** Sues, 1986

ESPÈCE-TYPE ET UNIQUE ESPÈCE

Dinnebitodon amarali Sues, 1986. Formation de Kayenta, nord-est de l'Arizona, États-Unis d'Amérique. Jurassique inférieur.

Genre **Kayentatherium** Kermack, 1982

ESPÈCE-TYPE ET UNIQUE ESPÈCE

Kayentatherium wellesi Kermack, 1982. Formation de Kayenta, nord-est de l'Arizona, centre et sud de l'Utah, États-Unis d'Amérique.

Genre **Likhoelia** Ginsburg, 1961

ESPÈCE-TYPE ET UNIQUE ESPÈCE

Likhoelia ellenbergeri Ginsburg, 1961. Formation d'Elliot, Lesotho. Trias terminal ou Jurassique basal.

Genre **Lufengia** Chow et Hu, 1959

ESPÈCE-TYPE

Lufengia delicata Chow et Hu, 1959. Sommet de la Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine. Jurassique inférieur.

AUTRE ESPÈCE

Lufengia minor (Young, 1947) Hopson et Kitching, 1972. Base de la Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine. Trias terminal ou Jurassique basal.

Genre **Microlestes** Plieninger, 1847

Ce nom de genre, utilisé par PLIENINGER en 1847 pour un Haramiyidé nouveau, était préemployé par *Microlestes* Schmidt, 1846, d'où le changement ultérieur de *Microlestes* Plieninger, 1847, en *Haramiya* Simpson, 1947. Un Tritylodontidé a été rapporté par erreur à *Microlestes* Plieninger, 1847 : *Microlestes plieningeri* Ameghino, 1903. Couches ossifères rhéto-liasiques du Bade-Wurtemberg, Allemagne.

Genre **Mucrotherium** E. von Huene, 1933

Espèce-type et unique espèce

Mucrotherium cingulatum E. von Huene, 1933. Couches ossifères liasiques d'Allemagne.

Genre **Nearctylodon** Lewis, 1986

Espèce-type et unique espèce

Nearctylodon broomi Lewis, 1986. Formation de Kayenta, nord-est de l'Arizona, États-Unis d'Amérique. Jurassique inférieur.

Genre **Oligokyphus** Hennig, 1922

Espèce-type

Oligokyphus triserialis Hennig, 1922. Couches ossifères liasiques d'Allemagne.

Autres espèces

Oligokyphus biserialis Hennig, 1922. Couches ossifères liasiques d'Allemagne.
Oligokyphus major Kühne, 1956. Remplissages de fissures d'âge liasique inférieur, Somerset, Angleterre.
Oligokyphus minor Kühne, 1956. Remplissages de fissures d'âge liasique inférieur, Somerset, Angleterre.
Oligokyphus sinensis Young, 1974. Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine. Trias terminal ou Jurassique basal.
Oligokyphus sp. Sues, 1985*b*. Formation de Kayenta, nord-est de l'Arizona, États-Unis d'Amérique. Jurassique inférieur.

Genre **Polistodon** He et Cai, 1984

Espèce-type et unique espèce

Polistodon chuannanensis He et Cai, 1984. Formation de Shaximiao inférieure, Sichuan, Chine. Base du Jurassique moyen.

Genre **Stereognathus** Charlesworth, 1855

Espèce-type

Stereognathus ooliticus Charlesworth, 1855. Bathonien moyen de l'Oxfordshire, Angleterre.

Autre espèce

Stereognathus hebridicus Waldman et Savage, 1972. Bathonien moyen de l'île de Skye, Écosse.

Genre **Triglyphus** O. Fraas, 1866

Espèce-type et unique espèce

Triglyphus fraasi (Lydekker, 1887) Hennig, 1922. Couche ossifère rhéto-liasique du Bade-Wurtemberg, Allemagne.

Genre **Tritylodon** Owen, 1884

Espèce-type

Tritylodon longaevus Owen, 1884. Formation d'Elliot, Afrique du Sud et Lesotho. Trias terminal ou Jurassique basal.

Autres espèces

Tritylodon fraasi Lydekker, 1887. Couche ossifère rhéto-liasique du Bade-Wurtemberg, Allemagne.
Tritylodon maximus (Fourie, 1962) Kemp, 1982. Formation de Clarens, Afrique du Sud. Jurassique basal.

Genre **Tritylodontoideus** Fourie, 1962

Espèce-type et unique espèce

Tritylodontoideus maximus Fourie, 1962. Formation de Clarens, Afrique du Sud. Jurassique basal.

Genre **Uniserium** E. von Huene, 1933

Espèce-type et unique espèce

Uniserium enigmaticum E. von Huene, 1933. Couches ossifères du Lias d'Allemagne.

Genre **Yunnania** Cui, 1976

Espèce-type et unique espèce

Yunnania brevirostris Cui, 1976 (espèce désignée par cet auteur sous la forme grammaticalement incorrecte de *Yunnania brevirostre*). Sommet de la Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine. Jurassique inférieur.

Genre **Yunnanodon** (Cui, 1976) Sun et Cui, 1987

Espèce-type et unique espèce

Yunnanodon brevirostre (Cui, 1976) Sun et Cui, 1987. Sommet de la Formation de Lufeng inférieure, Yunnan, Chine. Jurassique inférieur.

Un certain nombre d'espèces apparaissent plusieurs fois dans la liste ci-dessus, car elles ont été attribuées successivement à des genres différents :

Bienotherium minor Young, 1947 = *Lufengia minor* (Young, 1947) Hopson et Kitching, 1972.
Microlestes plieningeri Ameghino, 1903 = *Chalepotherium plieningeri* (Ameghino, 1903) Simpson, 1928.
Tritylodon fraasi Lydekker, 1887 = *Triglyphus fraasi* (Lydekker, 1887) Hennig, 1922.
Tritylodontoideus maximus Fourie, 1962 = *Tritylodon maximus* (Fourie, 1962) Kemp, 1982.
Yunnania brevirostris Cui, 1976 = *Yunnanodon brevirostre* (Cui, 1976) Sun et Cui, 1987.

Dans deux cas, le changement du nom de genre était imposé par les règles de

nomenclature : il est en effet apparu que les noms de genre *Microlestes* et *Yunnania* étaient préemployés.

On notera que certains auteurs, et en particulier HOPSON et KITCHING (1972), ont proposé de nombreuses synonymies entre les espèces décrites, ce qui conduit à une réduction notable des taxons retenus. Le bien-fondé de ces mises en synonymie ne sera pas discuté ici.

On remarquera enfin que certains taxons anciennement décrits sont connus par un matériel trop insuffisant pour que leur validité puisse être affirmée et leurs affinités établies : c'est le cas, notamment, de *Tritylodon fraasi* et de *Chalepotherium plieningeri*.

POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE DES TRITYLODONTIDAE

Les Tritylodontidae avaient été considérés initialement comme des Mammifères (OWEN, 1884; BROOM, 1932; YOUNG, 1940); des études ultérieures plus détaillées ont conduit à reconnaître qu'ils présentaient encore un stade structural reptilien et, selon les auteurs, deux options différentes ont alors été choisies. L'une d'entre elles mettait l'accent sur le grade presque mammalien de ces Reptiles, ce qui amenait à les associer à d'autres formes également très mammaliennes, actuellement regroupées dans la famille des Tritheledontidae, pour constituer un groupe distinct des Cynodontes, le groupe des Ictidosauriens *sensu lato* : c'est le point de vue adopté par WATSON et ROMER (1956) dans leur classification des Reptiles Thérapsides. L'autre option consistait à considérer les Tritylodontidae et les Tritheledontidae comme deux rameaux indépendants de Cynodontes spécialisés : ce point de vue est par exemple celui de HOPSON et KITCHING (1972). Une conception cladiste de la phylogénie conduit à préférer la seconde de ces deux options. La question des affinités éventuelles entre les Tritylodontidae et les Tritheledontidae et celle des rapports possibles entre Tritylodontidae et Mammifères seront traitées plus loin. On ne retiendra ici que le problème des relations phylogénétiques des Tritylodontidae avec les autres Cynodontes.

L'idée que les Tritylodontidae sont phylogénétiquement apparentés aux Cynodontes gomphodontes remonte semble-t-il à WATSON (1942). Toutefois ce n'est qu'avec CROMPTON et ELLENBERGER (1957) qu'a été développée toute une argumentation destinée à préciser la nature des relations phylétiques entre Tritylodontidae et Cynodontes gomphodontes :

« Les postcanines maxillaires des Tritylodontidés consistent en un nombre variable — quatre au plus — de rangées transversales de trois cuspides. La majorité de ces cuspides a la forme d'un croissant à surface concave tournée vers l'avant. Les postcanines mandibulaires consistent en un nombre variable — quatre au plus — de rangées transversales de deux cuspides. La majorité de ces cuspides a la forme d'un croissant à face concave tournée vers l'arrière. KÜHNE (1956) ET BUTLER (1939) ont montré que le nombre des rangées transversales varie dans une même denture, et que le nombre de rangées tend à décroître en direction postérieure. Parmi les Tritylodontidae, le nombre de rangées transversales varie considérablement. Chez *Stereognathus* (Simpson, 1928), par exemple, il y a seulement deux rangées transversales aux postcanines maxillaires.

« Chez *Trirachodon* [1] et *Scalenodon* la structure de la couronne des postcanines maxillaires consiste en une rangée transversale de trois cuspides. Ceci a été donné comme un caractère de diagnose pour la famille (...) des Traversodontidae et il apparaît en conséquence que cette famille est plus étroitement apparentée aux Tritylodontidés qu'aux Diademodontidae. Chez *Scalenodon* la relation avec les Tritylodontidés est plus marquée car, dans ce genre, non seulement les postcanines maxillaires ont trois

1. CROMPTON et ELLENBERGER (1957) ne distinguent que deux familles de Cynodontes gomphodontes, les Diademodontidae et les Traversodontidae; *Trirachodon* est rattaché par eux aux Traversodontidae (N.d.T.).

cuspides dans une rangée transversale, mais les postcanines mandibulaires ont deux cuspides en forme de croissant disposées dans le même plan transversal, avec les surfaces concaves des cuspides tournées postérieurement.

« *Scalenodon*, *Traversodon* et *Scalenodontoides* sont les seuls Cynodontes connus qui ont des cuspides en forme de croissant qui sont semblables à celles trouvées chez les Tritylodontidés. La région antérieure des postcanines mandibulaires des Tritylodontes, et en particulier d'*Oligokyphus*, est presque identique aux postcanines de *Scalenodon* (...). Dans les deux cas, il y a deux hautes cuspides antérieures avec une dépression profonde entre elles. Dans les deux cas, les surfaces antérieures des cuspides s'élèvent de façon abrupte et sont convexes, ce qui contraste avec la surface postérieure, concave et en pente douce. Chez *Scalenodon* il y a une petite cuspide accessoire sur la surface antérieure de la cuspide labiale et, chez *Oligokyphus*, il y a une petite cuspide accessoire aussi bien sur la cuspide linguale que sur la cuspide labiale. A première vue, il semblerait possible de faire dériver la dent jugale à double racine des Tritylodontidés par une fusion de deux ou de plus de deux dents du type de *Scalenodon*. Sinon, les cuspides additionnelles des dents des Tritylodontidés pourraient s'être développées à partir des cuspides additionnelles du talon des postcanines de *Scalenodon*. KÜHNE (1956) a montré que, à la fin de la rangée des postcanines d'*Oligokyphus*, une réduction progressive des éléments a lieu. Sur la dernière dent, la couronne consiste en deux cuspides antérieures en forme de croissant en arrière desquelles il y a un talon assez large. Sur le bord postérieur de ce talon, deux petites cuspides qui ne sont pas en forme de croissant sont présentes. Il apparaît par conséquent qu'une rangée de cuspides peut être considérée comme une unité, et qu'il y a plusieurs de ces unités dans les dents plus antérieures. La dernière dent d'*Oligokyphus* est fondamentalement la même que les postcanines de *Scalenodon* et en conséquence il y a un complet recouvrement dans les éventails de variation de la structure de la couronne des postcanines d'*Oligokyphus* et de *Scalenodon* et ceci apparaît comme indiquant une relation entre *Scalenodon* et les Tritylodontidés.

« Une similitude additionnelle entre *Scalenodon* et *Oligokyphus* est que, chez l'un et l'autre, la dent jugale antérieure (dent zéro de Kühne) est perdue au cours de la croissance.

« Sur la base des éléments ci-dessus, il apparaît raisonnable de conclure que les Cynodontes avec le type de postcanines trouvé chez *Scalenodon* sont plus étroitement apparentés aux Tritylodontidés que tout autre Cynodonte gomphodonte connu. Comme ces Cynodontes se trouvent dans des couches plus anciennes que celles dans lesquelles on trouve les Tritylodontidés, il est possible que les Tritylodontidés aient dérivé de ce groupe de Cynodontes, ou d'un groupe étroitement apparenté. » (CROMPTON et ELLENBERGER, 1957 : 11-12).

Cette argumentation a été reprise et complétée par CROMPTON (1972*b* : 61-64) qui a mis en évidence que les modalités de l'occlusion des postcanines étaient voisines chez les Tritylodontidae et les Traversodontidae : dans l'une et l'autre famille, en effet, la mandibule se déplaçait d'avant en arrière par rapport au crâne lors de la mastication, amenant finalement toute postcanine inférieure à entrer en contact, à l'occlusion, avec l'arrière d'une postcanine supérieure et l'avant de la postcanine supérieure suivante. Cette mastication avec important mouvement antéro-postérieur de la mandibule était rendue possible et efficace par la disposition parallèle ou presque parallèle des rangées de postcanines. Dans le même article, CROMPTON a tenté d'autre part de proposer des homologies entre les cuspides des postcanines du Traversodontidé *Massetognathus* et du Tritylodontidé *Tritylodon*.

L'hypothèse de CROMPTON et ELLENBERGER (1957), complétée par CROMPTON (1972*b*), peut paraître séduisante au premier abord. Son analyse critique fait cependant apparaître des insuffisances et des incertitudes. En effet, la comparaison entre Traversodontidae et Tritylodontidae a porté presque exclusivement sur des caractères dentaires; d'autre part, les homologies proposées entre les cuspides des postcanines des Traversodontidae et des Tritylodontidae sont loin d'être établies.

Un premier point contestable réside dans la façon dont CROMPTON et ELLENBERGER (1957) ont analysé les postcanines des Tritylodontidae, considérées par eux comme composées d'une série de rangées *transversales* de cuspides. En fait, les postcanines des Tritylodontidae sont

constituées de rangées *longitudinales* de cuspides ; ces rangées longitudinales sont séparées entre elles par de profondes gouttières ; les cuspides d'une rangée longitudinale donnée ne sont pas reliées par des crêtes aux cuspides d'une rangée longitudinale adjacente, et il n'y a pas d'alignement régulier des cuspides des différentes rangées longitudinales dans des plans transversaux. En revanche, les postcanines des Traversodontidae sont bien constituées de cuspides reliées entre elles par des crêtes à disposition transversale. Il existe donc, à mon sens, entre les postcanines des Traversodontidae et des Tritylodontidae, des différences de structure bien plus importantes que ne le laissent supposer CROMPTON et ELLENBERGER (1957).

D'autre part, sur les postcanines supérieures des Tritylodontidae, on compte trois rangées longitudinales de cuspides, une rangée labiale, une rangée médiane et une rangée linguale, et les distances entre la rangée médiane et les rangées labiale et linguale sont sensiblement égales. En revanche, la « cuspide centrale » de la postcanine supérieure des Traversodontidae, quand elle existe, ne se situe pas à égale distance des cuspides labiale principale et linguale principale, mais bien plus près de la cuspide linguale que de la cuspide labiale ; en outre, elle n'est pas en forme de croissant : il reste donc très peu d'éléments qui permettent de la considérer comme homologue de l'une des cuspides de la rangée médiane de la postcanine supérieure des Tritylodontidae.

Il ne paraît donc pas inutile de reprendre la question des affinités des Tritylodontidae.

Selon HOPSON et BARGHUSEN (1986), l'ensemble des formes rapportées aux Diademodontidae, Trirachodontidae, Traversodontidae et Tritylodontidae constitueraient un groupe monophylétique, la superfamille des Tritylodontoidea ; cette superfamille serait le groupe-frère des Cynognathidae, l'ensemble étant désigné sous le nom de Cynognathia ; ces Cynognathia seraient le groupe-frère des Chiniquodontoidea (Chiniquodontidae et Probainognathidae). On s'attendrait alors à ce que les Tritylodontidae présentent les caractères apomorphes de l'ensemble Cynognathia + Chiniquodontoidea, ceux des Cynognathia et ceux des Tritylodontoidea, ou au moins un bon nombre d'entre eux, certains ayant en effet pu subir des modifications secondaires.

— Les synapomorphies de l'ensemble Cynognathia + Chiniquodontoidea seraient les suivantes :

« 1. Articulation crânio-mandibulaire supplémentaire formée entre le surangulaire et une facette plate de la lame descendante du squamosal.

« 2. Dentaires fusionnés à la symphyse (...).

« 3. Ptérygoïdes et basisphénoïde formant une poutre basicrânienne ventrale allongée.

« 4. Foramens des carotides internes perdus — on suppose que les artères carotides internes pénétraient dans la fosse pituitaire par le cavum epiptericum, latéralement au basisphénoïde. » (HOPSON et BARGHUSEN, tableau 4, 42).

Or chez les Tritylodontidae, il n'y a pas d'articulation supplémentaire entre surangulaire et squamosal ; les dentaires ne sont pas fusionnés ; l'axe basicrânien n'est ni étroit, ni très allongé.

— Il n'y aurait qu'une seule synapomorphie des Cynognathia :

« 1. Jugal avec lame descendante sur la racine antérieure de l'arcade zygomatique. » (HOPSON et BARGHUSEN, 1986, tableau 4, 43).

Or ce caractère n'est pas développé chez les Tritylodontidae : tout au plus peut-on trouver un faible tubercule qui épaissit le bord ventral du jugal, et chez quelques formes seulement.

— Enfin, les synapomorphies des Tritylodontoidea seraient les suivantes :

« 1. Couronnes des postcanines fortement élargies transversalement, avec occlusion de couronne à couronne bien développée (...).

« 2. Lame descendante du jugal fortement agrandie (perdue secondairement chez certains « Traversodontidés » et chez les Tritylodontidés). » (HOPSON et BARGHUSEN, 1986, tableau 4, 45).

Seul le premier de ces deux caractères est donc exprimé chez les Tritylodontidae.

Aux différents niveaux étudiés, on constate par conséquent qu'il y a extrêmement peu des caractères retenus par HOPSON et BARGHUSEN qui soient effectivement présents chez les Tritylodontidae.

Parmi les caractères apomorphes de l'ensemble Cynognathia + Chiniquodontoidea, le seul qui serait encore représenté chez les Tritylodontidae serait l'absence de foramens caratodiens. Or, dans un addenda à leur article, HOPSON et BARGHUSEN apportent des éléments nouveaux concernant ce caractère :

« Une nouvelle préparation de basicrânes de *Probainognathus* et *Chiniquodon* révèle la présence de foramens des carotides internes chez ces Cynodontes chiniquodontoïdés. Par conséquent, la perte des foramens des carotides internes caractérise uniquement les Cynognathia. » (HOPSON et BARGHUSEN, 1986 : 83).

Pour ma part, je crois avoir également discerné la présence de foramens carotidiens sur certains crânes de *Cynognathus*. Ce caractère est, à dire vrai, d'emploi très délicat : les foramens carotidiens des Cynodontes, quand ils existent, sont toujours minuscules : sur des crânes mal conservés ou incomplètement dégagés, on ne peut pas nécessairement affirmer leur présence ou leur absence. Ces réserves faites, il semble donc toutefois que l'absence des foramens carotidiens ne caractérise finalement que les Tritylodontoidea (au sens de HOPSON et KITCHING, 1972, ou de HOPSON et BARGHUSEN, 1986). L'unique autre synapomorphie de ces Tritylodontoidea serait l'élargissement des postcanines, impliquant un important contact entre les faces occlusales des postcanines supérieures et inférieures lors de la fermeture des mâchoires.

Alors que HOPSON et BARGHUSEN (1986) ont considéré les Tritylodontoidea (Diademodontidae, Trirachodontidae, Traversodontidae et Tritylodontidae) comme un tout, sans développer la question des relations phylétiques internes à ce groupe, SUES (1958*a*) s'est attaché à réexaminer spécialement les relations de parenté des Tritylodontidae. Rappelant que les deux principales hypothèses émises consistaient à considérer les Tritylodontidae soit comme le groupe-frère des Mammifères, soit comme le groupe-frère des Traversodontidae, il a établi des listes commentées des caractères qui pourraient apparaître comme des synapomorphies possibles entre Tritylodontidae et Traversodontidae, limitées à celles qui concernent le crâne et la denture.

« (1). *Addition séquencielle de nouvelles postcanines « gomphodontes » à l'arrière de la rangée dentaire et perte des dents usées à l'avant.* Comme CROMPTON (1972) l'a noté, aussi bien les Tritylodontidae que les Traversodontidae montrent ce mode particulier de disposition des postcanines. Il est unique parmi les Synapsida.

« (2). *Rangées parallèles des postcanines.* Chez *Ischignathus* (Bonaparte, 1963*b*, fig. 2), *Scalenodon hirschsoni* (Crompton, 1972, tabl. 1) et chez les Tritylodontidae les rangées de postcanines sont plus ou

moins parallèles à l'axe longitudinal du crâne. Chez les autres Cynodontes ainsi que chez *Morganucodon* les rangées dentaires sont disposées obliquement, le long du bord du maxillaire.

« (3). *Rangées de postcanines s'étendant au-delà du bord antérieur de l'ouverture subtemporale et du processus coronoïde, respectivement.* Chez *Ischignathus* (Bonaparte, 1963, fig. 2), les trois postcanines les plus postérieures sont situées au-delà du bord antérieur de l'ouverture subtemporale. Chez les Tritylodontidae la rangée dentaire supérieure s'étend aussi au-delà de ce point. Dans les deux cas, les rangées dentaires inférieures s'étendent au-delà du bord antérieur du processus coronoïde du dentaire.

« (4). *Processus d'occlusion.* Ainsi qu'on peut le déduire des facettes d'usure, aussi bien les Traversodontidae que les Tritylodontidae exerçaient une force d'occlusion dirigée postérieurement (Crompton, 1972, Sues, en prép.). Chez les premiers Mammifères, la force d'occlusion a déjà une composante transversale typique (Crompton, 1972) et chez les autres Cynodontes les mouvements des mâchoires étaient purement orthaux.

« (5). *Absence de l'ectoptérygoïde.* Aussi bien *Exaeretodon* (Bonaparte, 1962, p. 178) que les Tritylodontidae (par ex. *Kayentatherium*, MCZ 8811) n'ont pas d'ectoptérygoïde. Cet os est encore présent chez les autres Cynodontes, et apparemment chez *Morganucodon* (Kermack *et al.*, 1981, p. 61).

« (6). *Très haut processus coronoïde avec un apex falciforme recourbé.* Ce trait est partagé par les Tritylodontidae (par ex. *Kayentatherium*, MCZ 8812) avec *Ischignathus* (Bonaparte, 1963, fig. 3) et *Luongwa* (Kemp, 1980, fig. 5 B-C). D'autres Cynodontes évolués tels que *Probainognathus* (spécimens du MCZ) ont un processus coronoïde élevé mais l'apex n'est pas recourbé. Le processus coronoïde de *Morganucodon* (Kermack *et al.*, 1981) devient brutalement horizontal pour former un bord dorsal droit.

« (7). *Bord ventral du basicrâne distinctement sigmoïde.* Aussi bien chez les Tritylodontidae que chez les Traversodontidae (*Exaeretodon*, *Luangwa*; obs. pers.), la base du crâne montre une courbure sigmoïde marquée, de sorte que les ailes du parasphénoïde sont tournées obliquement, en direction postéro-ventrale. Chez *Thrinaxodon* (Fourie, 1974, fig. 6), chez les autres Cynodontes et chez *Morganucodon* cette flexure est absente.

« (8). *Prootique à lame postéro-latérale.* Une lame latérale du prootique est développée chez tous les Cynodontes (Hopson, 1964, p. 5). Aussi bien chez les Traversodontidae (Bonaparte, 1962, fig. 5; Kemp, 1980, fig. 8) que chez les Tritylodontidae (Hopson, 1964, fig. 2; *Kayentatherium*, MCZ 8812) une lame distincte du prootique est développée et la *v. capitis lateralis* passait par un foramen dans cette lame. Hopson (1964, p. 16) a qualifié cette structure de « lame postéro-latérale » et l'a considérée comme étant composée d'une contribution ventrale de ce qui est la lame latérale chez les autres Cynodontes et d'un composant dorsal néoformé situé antérieurement au processus paroccipital. La *v. capitis lateralis* s'étend primitivement le long de la face latérale du prootique entre la sortie du *n. trigeminus* (V 2-3) et le foramen ptérygo-paroccipital (par exemple chez *Thrinaxodon*).

« (9). *Processus du prootique participant à la formation du dorsum sellae.* Chez *Bienotherium* (Hopson, 1964, p. 14), *Kayentatherium* (MCZ 8811), et chez les Traversodontidae (Bonaparte, 1966, fig. 1; Kemp, 1980, fig. 8c, « ber.pr. »), une paire de processus basicrâniens du prootique se rencontrent sur la ligne médiane pour participer à la formation du *dorsum sellae*. Ailleurs chez les Thérapsides, une participation comparable du prootique au *dorsum sellae* ne se trouve que chez les Gorgonopsia (Olson, 1938, p. 159-160; Kemp, 1969, fig. 7). » (Sues, 1985*a* : 213-214).

Trois des caractères ci-dessus me paraissent devoir être rejetés, les caractères (3), (6) et (7).

— Caractère (3) : « rangées de postcanines s'étendant au-delà du bord antérieur de l'ouverture subtemporale et du processus coronoïde, respectivement ».

Ce caractère s'applique bien aux Tritylodontidae, mais non pas aux Traversodontidae dans leur ensemble ; chez des Traversodontidae primitifs tels que *Andescynodon* et *Rusconiodon*, la rangée dentaire supérieure se termine en avant du niveau du bord antérieur de l'ouverture subtemporale; chez *Exaeretodon*, la rangée dentaire supérieure dépasse à peine ce niveau; elle se termine franchement au-delà du bord antérieur de l'apophyse coronoïde chez toutes sortes de Cynodontes, et même chez des formes relativement primitives telles que *Thrinaxodon*.

— Caractère (6) : « très haut processus coronoïde avec un apex falciforme recourbé ».

Ce caractère semble bien présent chez tous les Tritylodontidae et Traversodontidae, mais sa valeur paraît très contestable dans la mesure où on le retrouve aussi chez d'autres Cynodontes à dentaire très développé — le Diadémodontidé *Diademodon* ou le Chiniquodontidé *Probelesodon*, par exemple.

— Caractère (7) : « bord ventral du basicrâne distinctement sigmoïde ».

En fait, ce caractère ne se manifeste nettement que chez les Tritylodontidae. Il est bien moins marqué chez les Traversodontidae. En outre, il peut atteindre chez certains autres Cynodontes un degré de développement comparable à celui des Traversodontidae : ainsi, la base du crâne du Chiniquodontidé *Probelesodon* présente une courbure sigmoïde plus affirmée que celle du Traversodontidé *Massetognathus*.

D'autres caractères, les caractères (8) et (9), doivent être considérés avec prudence car ils portent sur des structures qui sont petites, fragiles et peu accessibles à l'observation ; par suite, il est difficile d'affirmer que ces caractères sont effectivement présents chez tous les Tritylodontidae et Traversodontidae, et chez eux seulement.

En définitive, les synapomorphies crâniennes et dentaires des Tritylodontidae et Traversodontidae pourraient être les suivantes :

— Le remplacement des postcanines n'est pas de type alterné : au cours de la croissance, les premières postcanines tombent et ne sont pas remplacées, tandis que des postcanines nouvelles apparaissent à l'arrière de la série dentaire.

— Les rangées de postcanines tendent à devenir parallèles entre elles et à se rapprocher du plan sagittal.

— Le mouvement de la mandibule par rapport au crâne est de type propalinal.

— Il n'y a pas d'ectoptérygoïde.

A ces caractères, on peut ajouter, avec les réserves évoquées plus haut, les deux caractères suivants :

— Le prootique a une lame postéro-latérale (au sens de Hopson, 1964) ; cette lame est perforée par un foramen pour la *vena capitis lateralis*.

— Les prootiques participent à la formation du *dorsum sellae*.

Cet ensemble de caractères suggère effectivement que les Tritylodontidae pourraient représenter le groupe-frère des Traversodontidae. Or on a vu précédemment que, si on analyse les relations phylétiques des seuls Diademodontidae, Trirachodontidae et Traversodontidae, les Traversodontidae apparaissent comme le groupe-frère de l'ensemble Diademodontidae + Trirachodontidae. L'introduction des Tritylodontidae dans ce système conduirait donc à modifier cette conception, et à considérer que ce ne seraient pas les Cynodontes gomphodontes au sens strict qui constitueraient un groupe monophylétique, mais l'ensemble Cynodontes gomphodontes + Tritylodontidae — les Tritylodontoidea de Hopson et Kitching, 1972 —, groupe décomposable en deux groupes-frères, Diademodontidae + Trirachodontidae d'une part, Traversodontidae + Tritylodontidae d'autre part.

L'adoption de ce dernier point de vue pose cependant un certain nombre de problèmes. On a en effet mis en évidence qu'il existait, entre les Diademodontidae, Trirachodontidae et

Traversodontidae, un grand nombre de caractères apomorphes communs dont il est raisonnable de supposer qu'ils existaient déjà dans le morphotype ancestral des Cynodontes gomphodontes. Or, au moins quatre de ces caractères ne sont pas représentés chez les Tritylodontidae ; chez ces derniers, en effet :

— les processus carrés des ptérygoïdes sont développés ;
— le quadratojugal n'est pas recouvert latéralement par le squamosal ;
— l'articulation crânio-mandibulaire se fait uniquement entre carré et articulaire : il n'y a pas d'articulation supplémentaire entre surangulaire et squamosal ;
— les dentaires ne sont pas fusionnés à la symphyse.

Ces quatre caractères ont toutes les apparences de caractères plésiomorphes par rapport à l'état réalisé chez les Cynodontes gomphodontes. Si les Tritylodontidae sont bien le groupe-frère des Traversodontidae, il faut alors nécessairement envisager qu'il s'agisse d'autant de réversions. L'autre terme de l'alternative consisterait à supposer que les Tritylodontidae ne sont pas le groupe-frère des Traversodontidae, mais qu'ils forment un rameau qui s'est détaché avant la réalisation du stade « Cynodonte gomphodonte ». Les quatre caractères cités plus haut seraient donc de véritables caractères plésiomorphes, mais il faudrait alors admettre que les caractères spécialisés qui sont communs aux Tritylodontidae et aux Cynodontes gomphodontes, ainsi que ceux qui sont communs aux Tritylodontidae et aux Traversodontidae, ne sont pas des synapomorphies mais expriment autant de parallélismes. Cette seconde hypothèse est moins parcimonieuse que la première, et ne sera donc pas retenue.

Il faut toutefois reconnaître que l'hypothèse selon laquelle les Tritylodontidae sont le groupe-frère des Traversodontidae repose sur des bases fragiles, et qu'elle pourrait être remise en question à la faveur de nouvelles découvertes. Aussi, compte tenu des incertitudes qui subsistent encore, me semble-t-il, sur les relations phylétiques des Tritylodontidae, il me paraît peu judicieux de les associer aux Cynodontes gomphodontes dans une super-famille des Tritylodontoidea, comme le font Hopson et Kitching (1972) et la plupart des auteurs récents.

Un dernier point mérite d'être noté : selon Hopson et Barghusen (1986), les Tritylodontidae prendraient leur origine à l'intérieur des Traversodontidae, ces derniers devenant par conséquent paraphylétiques. Une étude par Hopson est annoncée, mais les arguments justifiant cette hypothèse ne sont pas fournis, ce qui ne permet pas d'en discuter. On peut cependant rappeler l'hypothèse de Crompton (1972*b*) sur les homologies entre les structures des postcanines supérieures des Traversodontidae et des Tritylodontidae, et les conséquences qui en découleraient si elle se vérifiait. Selon Crompton, la « cuspide centrale » de la postcanine supérieure des Traversodontidae serait l'homologue de l'une des cuspides de la rangée médiane de la postcanine supérieure des Tritylodontidae. Or seuls quelques-uns des Traversodontidae (genres *Scalenodon* et *Massetognathus*) possèdent cette « cuspide centrale » : ils pourraient représenter à eux seuls le groupe-frère des Tritylodontidae, et les Traversodontidae seraient alors effectivement paraphylétiques. J'ai cependant indiqué plus haut les raisons pour lesquelles je ne retenais pas l'hypothèse de Crompton, et je n'ai pas trouvé par ailleurs de caractères qui puissent constituer un ensemble de synapomorphies convaincantes entre les Tritylodontidae et une partie seulement des Traversodontidae. Je m'en tiens donc pour le moment à l'hypothèse, encore mal étayée, selon laquelle les Tritylodontidae seraient le groupe-frère de l'ensemble des Traversodontidae.

VIII — TRITHELEDONTIDAE, THERIOHERPETIDAE, DROMATHERIIDAE ET QUELQUES AUTRES CYNODONTES CARNIVORES TARDIFS

On envisagera ici quelques rares formes carnivores, d'affinités contestées, se situant stratigraphiquement entre le sommet du Trias moyen et la base du Jurassique. Un trait commun à toutes ces formes est la présence d'un certain nombre de caractères très mammaliens. Les pièces les plus complètes peuvent, à mon avis, se répartir entre deux familles probablement étroitement apparentées, les Tritheledontidae et les Therioherpetidae. Le reste du matériel consiste en une série de pièces extrêmement fragmentaires, d'origines géographiques diverses; il est possible cependant que certains des taxons décrits constituent un groupe naturel, les Dromatheriidae.

A — Les Tritheledontidae

Les quelques formes regroupées ici dans une famille des Tritheledontidae ont parfois été considérées, depuis Broom (1929), comme constituant un infra-ordre distinct des Cynodontes, les Ictidosauriens (voir par exemple Hopson et Barghusen, 1986). A ces Ictidosauriens au sens strict, certains auteurs ont adjoint les Tritylodontidae, en raison du fait que les uns et les autres possèdent des caractères qui les rapprochent des Mammifères (Watson, 1942; Watson et Romer, 1956; Devillers, 1961). On verra cependant qu'une parenté étroite entre Tritheledontidae et Tritylodontidae est extrêmement douteuse : les Ictidosauriens au sens large ne représentent qu'un grade de Cynodontes aux spécialisations mammaliennes affirmées, et non pas un ensemble monophylétique.

Dans la mesure où il peut être démontré que les Tritheledontidae dérivent de Cynodontes et sont encore à un stade structural reptilien, il me paraît tout à fait inutile de les maintenir dans un infra-ordre à part.

La famille des Tritheledontidae a été créée par Broom en 1912 pour *Tritheledon* (Broom, 1912*b*), puis celle des Diarthrognathidae par Crompton en 1958 pour *Diarthrognathus*. Si, comme il est admis ici, *Tritheledon* et *Diarthrognathus* appartiennent en fait à la même famille, il convient de ne retenir que le terme de Tritheledontidae. Une étude très complète de la denture des Tritheledontidae a été faite par Gow (1980).

Définition de la famille

La définition proposée ci-après est provisoire : les Tritheledontidae n'étant représentés que par un matériel pauvre et souvent incomplet, beaucoup des caractères mentionnés n'ont en effet été observés effectivement que sur certains seulement des taxons rapportés à la famille.

Tritheledontidae Broom, 1912*b*. — Petits Cynodontes au crâne léger, dépourvu de préfrontal et de postorbitaire (ce dernier serait cependant peut-être encore présent, sous une forme très réduite, chez *Chaliminia*). La barre postorbitaire est absente. Les frontaux, larges, participent aux bords orbitaires. Le toit crânien, relativement plat et large, porte dans sa portion postérieure une crête sagittale peu élevée

mais bien marquée, sans foramen pinéal. Les crêtes occipitales droite et gauche sont situées dans le prolongement l'une de l'autre : elles se présentent donc perpendiculairement à la crête sagittale, et il n'y a pas d'échancrure interpariétale. La racine antérieure de l'arcade zygomatique s'insère haut sur le maxillaire et surplombe l'arrière du bord alvéolaire; l'arcade zygomatique reste mince sur toute sa longueur. Le palais secondaire, très long, s'étend au-delà du bord postérieur de la rangée dentaire et comporte une forte participation des palatins. Les palatins sont en contact antéro-dorsalement avec les frontaux; ils présentent des processus transverses très réduits, mais des processus carrés complètement développés; ils sont partiellement séparés l'un de l'autre par une grande fosse interptérygoïdienne étirée antéro-postérieurement. L'épiptérygoïde forme une grande lame; il émet un processus carré bien développé. Le basisphénoïde est percé de deux petits foramens carotidiens. La face occipitale du crâne est très peu élevée. Il n'y a pas de rupture de pente brutale entre la crête occipitale et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique, qui ne sont pas séparés par une échancrure profonde. Le sillon de la face occipitale du squamosal est très réduit et peu profond. Le squamosal ne recouvre pas le quadratojugal, qui reste donc apparent en vue latérale. A la mandibule, le dentaire est extrêmement développé, les os postdentaires sont très réduits. Les dentaires ne sont pas fusionnés. Le dentaire présente une branche horizontale courte et haute, une région angulaire très développée mais ne formant pas de processus particulier, une apophyse coronoïde élevée, au bord dorsal arrondi, et un processus articulaire très allongé en direction postérieure. La région basale commune à l'apophyse coronoïde et au processus articulaire est relativement étroite antéro-postérieurement. L'articulation crânio-mandibulaire ne comporte pas d'articulation supplémentaire entre squamosal et surangulaire, et ce dernier ne porte pas de bosse articulaire. La formule dentaire comporte deux à trois incisives par demi-mâchoire; il y a semble-t-il le même nombre d'incisives à la mâchoire supérieure et à la mâchoire inférieure. Les canines sont développées aussi bien à la mâchoire supérieure qu'à la mâchoire inférieure; à l'occlusion, la canine inférieure ne venait pas se loger dans une fosse creusée dans le palais et située antéro-médialement à la canine supérieure, comme chez les autres Cynodontes, mais elle allait se placer en avant de la canine supérieure. On note généralement une certaine obliquité de l'implantation des postcanines supérieures comme inférieures : le bord antérieur d'une postcanine occupe une position plus médiale et un peu plus antérieure que le bord postérieur de la postcanine précédente. Il existe une différence marquée entre les structures des postcanines supérieures et des postcanines inférieures. Les postcanines supérieures, bien développées en direction labio-linguale, sont fortement convexes du côté labial; elles présentent une cuspide principale très marquée et des cuspides accessoires faibles; un cingulum très inégalement développé s'étend chez certaines formes sur la face labiale de la dent. Les postcanines inférieures sont plus étroites labio-lingualement que les postcanines supérieures; elles présentent une série de cuspides alignées : une cuspide principale suivie par des cuspides accessoires de hauteurs décroissantes, et parfois précédée par une cuspide accessoire; il y a un cingulum lingual. Les racines des postcanines sont simples. Le remplacement dentaire est de type alterné. L'émail dentaire est de structure prismatique.

Composition de la famille

J'attribue à la famille des Tritheledontidae trois genres sud-africains, *Tritheledon*, *Diarthrognathus* et *Pachygenelus*, et un genre sud-américain, *Chaliminia*. Des genres sud-africains, on a parfois rapproché *Karoomys* Broom, 1903, et *Lycorhinus* Haughton, 1924*c* (Broom, 1932 : 306-307). *Karoomys* n'est représenté que par un minuscule dentaire droit incomplet et ne portant qu'une dent, qui ne montre pas assez de caractères pour que sa position systématique puisse être précisée; il s'agirait, selon Hopson et Kitching (1972 : 74-75), d'un individu juvénile de *Cynognathus*, mais cette détermination me paraît très incertaine. Quant à *Lycorhinus*, connu seulement par un fragment de dentaire, il s'agit en fait d'un Dinosaure Ornithischien très hétérodonte.

Pachygenelus Watson, 1913, a pour espèce-type *Pachygenelus monus* Watson, 1913, connue par plusieurs spécimens provenant d'Afrique du Sud et du Lesotho; Formation d'Elliot (Trias terminal probable) et Formation de Clarens (Jurassique probable).

L'autre espèce possible est ?*Pachygenelus milleri* Chatterjee, 1983, connue seulement par son spécimen-type, un fragment de dentaire droit portant quelques dents, et provenant de Near Post, Comté de Garza, ouest du Texas, États-Unis d'Amérique. La pièce provient de la Formation de Dockum (Trias supérieur).

Le genre *Diarthrognathus* Crompton, 1958, monospécifique, est représenté par l'espèce *Diarthrognathus broomi* Crompton, 1958, connue par deux individus très incomplets (Ictidosauriens A et B de Broom, 1932), provenant de l'État Libre d'Orange, Afrique du Sud; Formation de Clarens, Jurassique basal probable.

Le genre *Tritheledon* Broom, 1912*b*, ne comporte que l'espèce *Tritheledon riconoi* Broom, 1912*b*, représentée seulement par deux fragments crâniens appartenant, semble-t-il, au même individu et provenant du Griqualand oriental, Province du Cap, Afrique du Sud. L'origine stratigraphique n'est pas connue avec certitude; il s'agirait sans doute de la Formation d'Elliot (Trias terminal probable).

Le genre *Chaliminia* Bonaparte, 1978, est lui aussi monospécifique. L'espèce *Chaliminia musteloides* Bonaparte, 1978, n'est connue que par son spécimen-type, un petit crâne avec sa mandibule en connexion provenant de la Province de La Rioja, Argentine; partie supérieure de la Formation de Los Colorados, sommet du Trias supérieur.

B — Les Therioherpetidae

Cette famille a été créée sous la forme « Therioherpetontidae » par Bonaparte et Barberena en 1975 pour le genre nouveau *Therioherpeton*. Or la deuxième partie du nom de genre, *herpeton*, provient du substantif grec ἕρπετον, οῦ, nom neutre de deuxième déclinaison. Le radical du génitif de ce nom est donc ἕρπετ-, et, comme c'est sur lui que doit être construit le nom de la famille, il faut substituer Therioherpetidae à Therioherpetontidae.

Définition de la famille des Therioherpetidae Bonaparte et Barberena, 1975. — Petits Cynodontes au crâne léger. Il n'y a ni préfrontal, ni postorbitaire. Les frontaux participent au bord orbitaire. Les pariétaux forment un toit crânien large et plat, sans foramen pinéal. La crête sagittale et les crêtes occipitales sont peu élevées; il n'y a pas d'échancrure interpariétale. L'arcade zygomatique est très mince; son bord inférieur prolonge le bord alvéolaire du maxillaire. Le sillon de la face occipitale du squamosal est peu profond. Il existe, dans la paroi de l'orbite, un contact entre le frontal et le palatin. Le bord postérieur du palais secondaire se situe largement en avant de l'extrémité postérieure de la série dentaire. Le dentaire est très développé, mais sans contact avec le squamosal. Les postcanines, supérieures comme inférieures, sont fortement comprimées latéralement; elles sont constituées d'une série de cuspides alignées et ne présentent pas de cingulum. Les dernières postcanines ont une implantation oblique par rapport à l'axe de la série dentaire; le bord antérieur de l'une de ces postcanines se situe antéro-médialement au bord postérieur de la postcanine précédente. La racine des postcanines montre l'amorce d'un dédoublement. Le remplacement dentaire est de type alterné.

Composition de la famille

Un seul genre sûr, *Therioherpeton*.

Il faut noter cependant que des restes limités à des fragments de mandibules et à des dents isolées, attribués aux genres *Dromatherium*, *Microconodon* et *Pseudotriconodon*, sont

considérés par HAHN, LEPAGE et WOUTERS (1984) comme appartenant à la même famille que *Therioherpeton*. Cette hypothèse est intéressante, mais reste cependant fragile en raison du caractère trop fragmentaire du matériel.

Au genre *Therioherpeton* Bonaparte et Barberena, 1975, n'appartient qu'une seule espèce, *Therioherpeton cargnini* Bonaparte et Barberena, 1975, connue seulement par son spécimen-type, un crâne incomplet associé à une mandibule fragmentaire et à la majeure partie d'un squelette postcrânien. Rio Grande do Sul, Brésil, partie supérieure de la Formation de Santa Maria (sommet du Trias moyen).

PLACE DES TRITHELEDONTIDAE ET DES THERIOHERPETIDAE DANS LA PHYLOGÉNIE DES CYNODONTES

La position phylogénétique des Tritheledontidae a fait l'objet de beaucoup de discussions et les opinions émises à ce sujet par les différents auteurs sont très divergentes. Quant à *Therioherpeton*, il a surtout été considéré par BONAPARTE et BARBERENA (1975) comme une forme proche de l'origine des Mammifères, mais ses relations possibles avec les autres Cynodontes n'ont jamais fait l'objet d'une étude détaillée.

Tritheledontidae et Therioherpetidae partagent, à mon avis, un nombre suffisant de synapomorphies pour qu'on puisse les considérer comme des groupes-frères, ainsi que je vais tenter de le prouver ci-après. Il restera alors à envisager le problème de la position phylogénétique de l'ensemble de ces deux familles par rapport aux autres Cynodontes.

Tritheledontidae et Therioherpetidae ont en commun un grand nombre de caractères dont la signification est très diverse :

— il n'y a ni préfrontal, ni postorbitaire, ni barre postorbitaire;

— il existe un contact entre frontal et palatin;

— le toit crânien est large et plat; il porte cependant une crête sagittale basse mais bien marquée, sans foramen pinéal;

— il n'y a pas d'échancrure interpariétale; les crêtes occipitales gauche et droite sont dans le prolongement l'une de l'autre; elles sont orientées perpendiculairement à la crête sagittale;

— l'arcade zygomatique est mince sur toute sa longueur;

— l'occiput est large et bas;

— le dentaire est très développé;

— la denture est de type carnivore; il n'y a ni contact étendu entre les faces occlusales des postcanines supérieures et inférieures, ni usure marquée de leurs cuspides; les postcanines comportent typiquement une série de cuspides alignées;

— les postcanines ont une implantation plus ou moins oblique par rapport à l'axe de la série dentaire; les dernières d'entre elles ont leur point le plus antérieur situé antéro-médialement au point le plus postérieur de la postcanine précédente;

— le remplacement dentaire est de type alterné.

L'allègement des structures crâniennes, qui se traduit par la disparition du préfrontal, du postorbitaire et de la barre postorbitaire, constitue sans doute le plus frappant des traits communs aux Tritheledontidae et Therioherpetidae. Ce caractère n'est cependant pas propre à ces deux familles : on le retrouve en effet chez les Tritylodontidae.

Le contact entre frontal et palatin est connu également chez les Tritylodontidae, mais il se présente différemment. Chez les Tritheledontidae et les Therioherpetidae, en effet, le contact entre frontal et palatin est limité, et il subsiste une importante fenêtre inter-orbito-temporale. Chez les Tritylodontidae, en revanche, ce contact est étendu, et d'autre part l'orbitosphénoïde vient compléter la paroi latérale de la boîte crânienne, de telle sorte que la fenêtre se réduit et peut disparaître. Compte tenu des différences entre les parois latérales des boîtes crâniennes des Tritheledontidae et Therioherpetidae d'une part, des Tritylodontidae d'autre part, il n'est donc pas du tout évident que la réalisation du contact entre frontal et palatin corresponde à une synapomorphie de ces deux ensembles.

La signification du toit crânien aplati dans la région temporale est difficile à apprécier. Chez les espèces de Cynodontes pour lesquelles on dispose d'une série de croissance, on constate que c'est chez les individus les plus jeunes que le toit crânien a les pentes les plus faibles : un toit crânien plat pourrait donc être un caractère juvénile. D'autre part, aussi bien chez les Thérocéphales que chez les Cynodontes, les pariétaux tendent à avoir une pente d'autant plus faible que l'espèce est de plus petites dimensions : un toit crânien plat pourrait donc apparaître simplement comme un caractère lié aux petites formes. Enfin, le toit crânien des Thérapsides archaïques de toutes tailles est toujours plat et large ; parmi les Cynodontes, on ne retrouve de toit crânien franchement plat que chez des formes très primitives, *Scalopocynodon* et les Silphedestidae : il pourrait donc s'agir d'un caractère plésiomorphe.

Bien que l'ensemble Tritheledontidae + Therioherpetidae ne soit représenté dans les collections que par un matériel peu abondant, il est difficile de croire qu'il ne comporte que des individus juvéniles. D'autre part, la présence de crêtes sagittales et occipitales, certes peu élevées, mais très nettement marquées, suggère au contraire que l'on a affaire à des individus adultes. Le toit crânien plat des Therioherpetidae et Tritheledontidae pourrait donc être interprété comme un caractère plésiomorphe, ainsi d'ailleurs que l'absence d'échancrure interpariétale. Les Tritheledontidae et Therioherpetidae différeraient cependant des Cynodontes très primitifs tels que les Silphedestidae par le développement de la crête sagittale et des crêtes occipitales. L'orientation des crêtes occipitales, perpendiculaires à la crête sagittale, semble d'autre part distinguer les Tritheledontidae et Therioherpetidae de tous les autres Cynodontes, et pourrait constituer une synapomorphie des deux familles.

L'arcade zygomatique mince et l'occiput bas sont des traits que l'on retrouve chez les premiers Cynodontes ; ils doivent probablement être interprétés comme des caractères plésiomorphes.

A l'inverse, le grand développement du dentaire est un caractère commun à toutes sortes de Cynodontes évolués présentant par ailleurs les spécialisations crâniennes et dentaires les plus diverses : Cynognathidae, Chiniquodontidae, Cynodontes gomphodontes et Tritylodontidae ; il est difficile de voir dans ce caractère autre chose que l'expression d'un parallélisme.

Les postcanines des Tritheledontidae manifestent des différences importantes d'un genre à l'autre ; elles ne sont pas directement comparables à celles des autres Cynodontes carnivores, et présentent une structure distincte de celle des Therioherpetidae. Il existe en revanche, entre les Tritheledontidae et les Therioherpetidae, deux points communs portant sur l'implantation des postcanines. D'une part, l'axe longitudinal de la couronne des postcanines est oblique par rapport à l'axe de la série dentaire. D'autre part, au moins à l'arrière de la série dentaire, le bord antérieur de chaque postcanine se situe antéro-médialement au bord postérieur de la postcanine précédente : il existe donc un certain recouvrement de l'extension antéro-

postérieure de deux postcanines successives. Ces deux caractères distinguent les Tritheledontidae et Therioherpetidae des autres Cynodontes, et pourraient constituer de bonnes synapomorphies des deux familles.

Enfin, le remplacement dentaire alterné, manifeste chez *Therioherpeton* comme chez le Trithélédontidé *Pachygenelus*, est un caractère plésiomorphe que partagent, sous une forme plus ou moins typique, la plupart des Cynodontes à l'exception des Traversodontidae et des Tritylodontidae.

Les caractères communs aux Tritheledontidae et Therioherpetidae peuvent donc être répartis en trois catégories principales : on trouve en effet :

— un certain nombre de caractères plésiomorphes qui pour la plupart ne se retrouvent que chez des Cynodontes très archaïques;
— quelques caractères dérivés qui n'appartiennent qu'à ces deux familles;
— quelques caractères dérivés présents par ailleurs chez les Tritylodontidae.

Cette dernière catégorie de caractères est-elle l'indice d'étroites affinités phylogénétiques entre les Tritheledontidae, Therioherpetidae et Tritylodontidae?

Selon Kemp, les Tritheledontidae (auxquels se rattacherait *Therioherpeton*) et les Tritylodontidae pourraient être en effet deux familles étroitement apparentées, et toutes deux seraient proches de l'origine des Mammifères :

« Il est dommage que les Tritheledontidae soient actuellement trop mal connus pour qu'on puisse déterminer avec certitude si ce sont eux ou les Tritylodontidae qui sont les plus proches des Mammifères. Il est aussi possible que ces deux groupes constituent ensemble le groupe-frère des Mammifères. » (Kemp, 1982 : 272).

Pourtant, si on laisse de côté la question de l'origine des Mammifères et si on s'attache seulement à comparer l'ensemble constitué par les Tritheledontidae et Therioherpetidae d'une part, et les Tritylodontidae d'autre part, on constate qu'un grand nombre de caractères opposent ces deux groupes et rendent douteuse l'existence entre eux d'affinités étroites.

Imaginons en effet que l'ensemble Tritheledontidae + Therioherpetidae constitue le groupe-frère des Tritylodontidae. Cette situation peut être envisagée dans deux contextes différents :

— ou bien on ne remet pas en cause l'existence d'une parenté phylogénétique étroite des Tritylodontidae avec les Cynodontes gomphodontes en général, et avec les Traversodontidae en particulier;
— ou bien on considère l'ensemble des Tritheledontidae, Therioherpetidae et Tritylodontidae comme une lignée particulière, tout à fait distincte des Cynodontes gomphodontes.

Dans le premier cas, c'est l'ensemble des Tritylodontidae, Tritheledontidae et Therioherpetidae qui deviendrait le groupe-frère des Traversodontidae. Or aucun des caractères dérivés communs aux Tritylodontidae, Tritheledontidae et Therioherpetidae n'est représenté chez les Traversodontidae : ces derniers, en effet, gardent un préfrontal, un postorbitaire et une barre postorbitaire, et ils n'ont pas de contact entre frontal et palatin. L'option selon laquelle les Tritheledontidae et Therioherpetidae seraient le groupe-frère des Tritylodontidae conduit donc logiquement à abandonner l'hypothèse d'une parenté proche entre les Tritylodontidae et les Traversodontidae.

Si cependant l'ensemble des Tritheledontidae, Therioherpetidae et Tritylodontidae n'a pas de relations étroites avec les Traversodontidae, ni, plus généralement, avec les Cynodontes gomphodontes, il faut recourir au parallélisme pour expliquer les nombreuses similitudes entre Tritylodontidae et Traversodontidae, et, à un niveau plus général, entre Tritylodontidae et Cynodontes gomphodontes.

En définitive, admettre une parenté étroite entre les Tritheledontidae et Therioherpetidae d'une part, et les Tritylodontidae d'autre part, impliquerait donc des conséquences qui sont extrêmement improbables. L'hypothèse la plus parcimonieuse reste celle qui sépare les Tritheledontidae et Therioherpetidae des Tritylodontidae, même si elle suppose que l'allègement du crâne, qui se manifeste par la perte du préfrontal, du postorbitaire et de la barre postorbitaire, et l'entrée en contact du palatin avec le frontal, ne soient des synapomorphies que pour les Tritheledontidae et Therioherpetidae, et se soient développés parallèlement chez les Tritylodontidae.

Les synapomorphies des Tritheledontidae et Therioherpetidae seraient donc finalement les suivantes :

— perte du préfrontal;
— perte du postorbitaire;
— perte de la barre postorbitaire;
— contact limité entre frontal et palatin;
— crêtes occipitales gauche et droite situées dans le prolongement l'une de l'autre, et orientées perpendiculairement à la crête sagittale;
— postcanines à implantation oblique par rapport à l'axe de la série dentaire;
— les dernières postcanines ont leur point le plus antérieur situé antéro-médialement au point le plus postérieur de la postcanine précédente.

Bonaparte et Barberena (1975) ont clairement séparé les Therioherpetidae (« Therioherpetontidae ») des autres Cynodontes, et n'ont pas suggéré l'existence d'affinités étroites entre cette famille et les Tritheledontidae.

A l'inverse, Kemp (1982 : 215) a envisagé la possibilité que *Therioherpeton* soit un Trithélédontidé, mais il n'a pas cherché à justifier ce point de vue. De même, Chatterjee (1983) place *Therioherpeton* parmi les Tritheledontidae. S'inspirant des conceptions de Bonaparte (1980) sur la phylogénie des « Ictidosauria », Chatterjee distingue parmi eux deux lignées qu'il considère comme constituant deux sous-familles des Tritheledontidae, les Tritheledontinae, à postcanines larges, et les Pachygenelinae, à postcanines comprimées latéralement; *Therioherpeton* se rattacherait à cette dernière sous-famille (Chatterjee, 1983 : 1153 et fig. 2).

A mon avis, le nombre des caractères dérivés communs aux Tritheledontidae et aux Therioherpetidae conduit logiquement à les considérer comme deux groupes-frères; il subsiste cependant entre eux des différences importantes qui justifient qu'on ne les fonde pas en une seule famille :

— alors que le palais secondaire des Tritheledontidae est particulièrement long, celui de *Therioherpeton* ne diffère pas de celui des autres Cynodontes;

— le bord inférieur de l'arcade zygomatique se situe sensiblement à la même hauteur que le bord alvéolaire du maxillaire chez *Therioherpeton*, alors qu'il est bien plus élevé chez les Tritheledontidae;

— enfin, à la différence de celles des Tritheledontidae, les postcanines de *Therioherpeton* ne présentent aucune trace de cingulum.

Tritheledontidae et Therioherpetidae doivent donc rester des familles distinctes, qui pourraient néanmoins être commodément regroupées dans une même superfamille, les Tritheledontoidea. L'un des traits les plus marquants de ces Tritheledontoidea est l'association de quelques caractères très spécialisés à toute une série de caractères qui rappellent ceux de Cynodontes extrêmement primitifs. Or les caractères spécialisés des Tritheledontoidea, malgré leur ressemblance avec ceux des Tritylodontidae, n'ont pas suffi pour établir une parenté étroite entre les deux groupes, laquelle supposerait en effet que les nombreux caractères apparemment primitifs des Tritheledontoidea représentent en fait des réversions. Il paraît en fait plus plausible que ces caractères apparemment primitifs soient bien des caractères plésiomorphes pour les Cynodontes. Or, si les caractères plésiomorphes sont, par nature même, impropres à fournir la clef des parentés phylogénétiques proches, ils ne sont pas pour autant dépourvus de toute signification. Le toit crânien plat et l'absence d'échancrure interpariétale des Tritheledontoidea, notamment, pourraient indiquer que ceux-ci sont les représentants d'une lignée qui s'est détachée avant l'acquisition par les Cynodontes d'un toit crânien en forme d'ogive et avant la formation de l'échancrure interpariétale, c'est-à-dire à un niveau voisin de celui des Silphedestidae et antérieur à celui des Procynosuchidae. Une telle origine des Tritheledontoidea à partir d'un stock primitif de Cynodontes cadrerait bien avec la persistance de caractères apparemment très archaïques tels que l'arcade zygomatique fine sur toute sa longueur et l'absence de recouvrement par le squamosal de la face latérale du quadratojugal, la présence d'une très grande fosse interptérygoïdienne, l'existence d'un très long processus carré du ptérygoïde, l'occiput large et bas, à sillon peu profond sur la face occipitale du squamosal... Deux explications de la structure des postcanines des Tritheledontoidea seraient alors possibles. Ou bien les postcanines de *Therioherpeton*, sectoriales et tout à fait dépourvues du cingulum, représenteraient un état plésiomorphe pour les Tritheledontoidea et directement comparable à celui des Silphedestidae ; dans ce cas, le cingulum lingual des postcanines inférieures et le cingulum labial des postcanines supérieures des Tritheledontidae pourraient représenter des néoformations. Ou bien l'acquisition d'un cingulum lingual sur les postcanines inférieures des Tritheledontidae correspondrait à la réalisation, chez les Tritheledontoidea, d'un état intermédiaire entre l'état représenté par les Silphedestidae, sans cingulum, et l'état représenté à partir des Procynosuchidae, où le cingulum lingual est présent aussi bien sur les postcanines inférieures que sur les postcanines supérieures ; l'absence de cingulum sur les postcanines inférieures des Therioherpetidae résulterait alors d'une régression. Cette deuxième hypothèse — qui insère l'origine des Tritheledontoidea après celle des Silphedestidae et avant celle des Procynosuchidae — est l'hypothèse qui me paraît convenir le mieux. Les Tritheledontoidea ont en effet une crête sagittale et des crêtes occipitales, et il s'agit là d'un caractère dérivé non représenté chez les Silphedestidae mais partagé avec les Procynosuchidae et tous les autres Cynodontes.

Deux autres hypothèses ont été émises sur l'origine des Tritheledontoidea, celle de Crompton (1958) et celle de Hopson et Barghusen (1986).

Selon Crompton, *Diarthrognathus* pourrait tirer son origine des Scaloposauridae :

« Les Scaloposauridae sont caractérisés par plusieurs traits qu'on trouve aussi chez *Diarthrognathus* : une arcade zygomatique mince, un squamosal peu élevé au-dessus du carré, des pariétaux larges, une

lacune interptérygoïdienne, une articulation basiptérygoïdienne similaire semble-t-il à celle de *Diarthrognathus*, une face ventrale large de la pila antotica ossifiée formant un toit à l'ouverture latérale de la fosse pituitaire, un élément sphénethmoïdien bien ossifié (la pila antotica ossifiée et l'orbitosphénoïde ne sont pas contigus comme ils le sont chez *Diarthrognathus*), les carotides internes pénètrent dans le crâne par deux petits foramens situés près de la ligne médiane du basisphénoïde, et le processus paroccipital a un large contact avec le carré. En plus de ces similitudes dans la structure crânienne, il y a une tendance, dans l'évolution des Scaloposauridae, à la réduction de l'arcade postorbitaire, à la perte du foramen pinéal et au développement du palais secondaire.

« Toutefois, dans la structure du crâne, plusieurs différences bien marquées différencient les Scaloposauridés de *Diarthrognathus*. Une grande lacune sous-orbitaire est présente chez les Scaloposauridés, et il n'apparaît aucune tendance évidente à la réduction de cette lacune dans l'évolution de la famille. Aucune lacune de cette sorte n'est présente chez *Diarthrognathus*. Une lacune sous-orbitaire existe chez la plupart des Thérocéphales, mais elle s'est réduite chez l'une des familles de Thérocéphales, les Whaitsiidae. Par suite il n'est pas impossible qu'une évolution similaire ait pu avoir lieu chez les descendants des Scaloposauridés. L'épiptérygoïde n'est que modérément développé chez les Scaloposauridés par rapport à *Diarthrognathus* et aux Cynodontes, mais il est plus développé que chez les Thérocéphales des zones à *Tapinocephalus* et à *Endothiodon* dont ont très probablement dérivé les Scaloposauridés. Un accroissement prolongé de la taille de l'épiptérygoïde est possible chez les descendants des Scaloposauridés. Le processus carré de l'épiptérygoïde est seulement rudimentaire chez les Scaloposauridés. Il n'y a pas de trace, chez les Scaloposauridés, d'une lame latérale du périotique englobant un processus ptérygoparoccipital. Ce trait ne semble présent que chez *Diarthrognathus* et les Cynodontes. (...)

« Il apparaît que les similitudes dans la structure crânienne chez *Diarthrognathus* et chez les Scaloposauridés sont suffisantes pour indiquer que celui-là pourrait dériver de ceux-ci. En outre il apparaît que les traits qui différencient *Diarthrognathus* des Scaloposauridés, mais qui sont communs à *Diarthrognathus* et aux Cynodontes, pourraient avoir été acquis indépendamment chez les Cynodontes et dans la lignée conduisant des Scaloposauridés à *Diarthrognathus*. » (Crompton, 1958 : 208-209).

On remarquera que Crompton a porté une attention particulière aux nombreux caractères archaïques de *Diarthrognathus*, et qu'il est amené à les comparer à des caractères de Scaloposauridés qui sont en fait pour la plupart des caractères plésiomorphes communs aux Thérocéphales et aux Cynodontes. En revanche, les caractères apomorphes des Thérocéphales font défaut à *Diarthrognathus* : notamment, de l'aveu même de Crompton, on ne trouve rien de semblable, chez *Diarthrognathus*, à la fosse sous-orbitaire des Thérocéphales. En somme, les ressemblances notées par Crompton (1958) entre *Diarthrognathus* et les Scaloposauridés sont pour l'essentiel des symplésiomorphies ; elles ne traduisent donc nullement l'existence d'affinités étroites de *Diarthrognathus* avec les Thérocéphales. L'hypothèse selon laquelle *Diarthrognathus* tirerait son origine des Thérocéphales a d'ailleurs été abandonnée depuis longtemps par Crompton lui-même, lequel a écrit en 1972, à propos de *Diarthrognathus* et de *Pachygenelus* : « Ces formes semblent avoir pris naissance à partir d'un Cynodonte primitif, peut-être plus primitif que *Thrinaxodon* » (Crompton, 1972*a* : 247).

Reste à examiner une dernière hypothèse sur l'origine des Tritheledontoidea, celle de Hopson et Barghusen (1986).

Dans leur article sur la phylogénie des Thérapsides, Hopson et Barghusen n'ont fait aucune mention de *Therioherpeton* : il n'est pas possible de déterminer s'il s'agit d'un oubli, ou s'ils considèrent ce genre comme appartenant aux Tritheledontidae ou à toute autre famille.

Bien que Hopson et Barghusen enracinent les Tritheledontidae dans les Cynodontes, ils les placent dans les Ictidosauria, dont ils seraient les seuls représentants. Ce retour aux conceptions anciennes de Broom (1929) n'est pas justifié explicitement dans le texte. Cependant on peut penser que c'est parce que Hopson et Barghusen font des Tritheledonti-

dae le groupe-frère des Mammifères qu'ils ont voulu leur attribuer une importance particulière en les plaçant dans un groupe distinct des Cynodontes.

En suivant le cladogramme de HOPSON et BARGHUSEN (1986, fig. 12), on rencontre successivement, depuis l'origine des Cynodontes jusqu'aux Ictidosauria, le départ des branches conduisant aux Dviniidae, aux Galesauridae, aux Thrinaxodontidae et à l'ensemble Cynognathia [Cynognathidae et Tritylodontoidea (Cynodontes gomphodontes et Tritylodontidae)] + Chiniquodontoidea (Chiniquodontidae et Probainognathidae); les Ictidosauria eux-mêmes représentent le groupe-frère des Mammifères.

Par suite, on devrait retrouver chez les Ictidosauria, outre les caractères généraux des Cynodontes, les caractères post-dviniides, post-procynosuchides, post-galésaurides, post-thrinaxodontides, ainsi que les synapomorphies de l'ensemble Ictidosauria + Mammalia. On examinera donc successivement ces différents ensembles de caractères, tels qu'ils sont énoncés par HOPSON et BARGHUSEN, et on vérifiera s'ils s'accordent ou non avec ce que l'on sait des « Ictidosauria » (= Tritheledontidae).

Caractères post-dviniides

« 1. Processus antéro-dorsal du prootique ayant un long contact avec l'épiptérygoïde.
« 2. Foramen post-temporal de taille réduite.
« 3. Le squamosal se renfle postérieurement, dans la muraille arrière de la fosse temporale.
« 4. Processus paroccipital développé antéro-postérieurement. » (HOPSON et BARGHUSEN, 1986, tabl. 4, 37).

Ces quatre caractères n'ont guère de signification : ils ne peuvent être appréciés que par référence aux Dviniidae, et ces derniers ont été considérés très arbitrairement, à mon avis, comme les plus plésiomorphes des Cynodontes (voir le chapitre consacré aux Dviniidae).

Caractères post-procynosuchides

« 1. La fosse massétérine s'étend jusqu'au bord inférieur du dentaire.
« 2. Hauteur du processus coronoïde très agrandie.
« 3. Nombre des incisives inférieures réduit de 6 à 4 (...).
« 4. Nombre des incisives inférieures réduit de 4 à 3 (...).
« 5. Précanine maxillaire perdue (...).
« 6. Augmentation de taille de la lame descendante du squamosal latérale au quadratojugal.
« 7. Carré de hauteur réduite, moins apparent en dessous du squamosal en vue occipitale.
« 8. Fermeture de la lacune interptérygoïdienne [la lacune peut être présente chez les individus jeunes (...)]. » (HOPSON et BARGHUSEN, 1986, tabl. 4, 38).

On remarquera tout d'abord que la fosse massétérine atteint le bord inférieur du dentaire non pas seulement chez les « Cynodontes post-procynosuchides », mais aussi chez le Silphédestidé *Silphedestes polyodon*.

Les caractères 3, 4 et 5 portent tous trois sur la réduction de la formule dentaire. Or, HOPSON et BARGHUSEN montrent eux-mêmes par ailleurs que des réductions comparables interviennent au cours de l'évolution des Thérocéphales : ces caractères sont donc tout à fait susceptibles de se développer par parallélisme, et par conséquent ils ne sont pas de nature à fournir les synapomorphies les plus sûres.

Quant aux caractères 6 et 8, ils ne sont pas présents chez les Tritheledontidae.

On constate donc que les caractères post-procynosuchides de HOPSON et BARGHUSEN sont pour une part discutables, et d'autre part qu'ils ne sont que partiellement réalisés chez les Tritheledontidae.

Caractère post-galésauride

« 1. Les processus palataux des maxillaires et des palatins se rejoignent sur la ligne médiane pour former un palais osseux complet (...). » (HOPSON et BARGHUSEN, 1986, tabl. 4, 40).

La réunion d'un très vaste ensemble de Cynodontes sur la base de ce seul caractère est sans doute le point le plus contestable de tout le cladogramme de HOPSON et BARGHUSEN. Rappelons en effet à nouveau qu'un palais secondaire complètement fermé est présent chez les Dviniidae, et également chez des Thérocéphales spécialisés, les Bauriidae : la fermeture du palais secondaire dans le plan sagittal s'est donc nécessairement produite plusieurs fois au cours de l'évolution des Thériodontes.

Caractères post-thrinaxodontides

« 1. Dentaire fortement agrandi, de sorte qu'il approche de près l'articulation mandibulaire et qu'il forme également une région angulaire postéro-ventrale distincte.

« 2. La portion verticale du surangulaire et de l'angulaire est de hauteur réduite, et la série postdentaire prend la forme d'une baguette et est orientée plus obliquement.

« 3. La lame réfléchie de l'angulaire est plus réduite que chez les Cynodontes primitifs.

« 4. Le processus carré du ptérygoïde est fortement réduit ou absent. » (HOPSON, BARGHUSEN, 1986, tabl. 4, 41).

Les caractères 1 à 3 peuvent être considérés comme liés entre eux. L'augmentation des dimensions du dentaire entraîne en effet une réduction corrélative des os postdentaires, et la réduction de la lame réfléchie de l'angulaire va de pair avec la diminution des dimensions de ce dernier.

Chez les Cynodontes que HOPSON et BARGHUSEN qualifient de « post-thrinaxodontides », la forme du dentaire varie beaucoup d'un groupe à l'autre : il est loin d'être évident que les grandes dimensions de ce dentaire puissent à elles seules constituer une synapomorphie. La forme en baguette des os postdentaires peut s'expliquer par la nécessité du maintien d'une bonne résistance mécanique malgré la réduction des dimensions. Quant à l'obliquité de l'axe longitudinal des os postdentaires, elle est extrêmement variable d'une forme à l'autre ; elle est d'ailleurs très peu marquée chez *Diarthrognathus* et semble ne pas exister chez *Chaliminia*.

Enfin, le caractère 4 n'existe pas chez les Tritheledontidae, ou tout au moins chez ceux où le ptérygoïde est connu.

Caractères communs aux Ictidosauria et Mammalia

« 1. Le palais secondaire osseux s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de la rangée dentaire (...).

« 2. Basicrâne plus raccourci antéro-postérieurement que chez les Thrinaxodontidés.

« 3. Émail prismatique.

« 4. Postcanines supérieures à cingulum externe.
« 5. Barre postorbitaire perdue (...).
« 6. Postorbitaire perdu (...).
« 7. Préfrontal perdu (...).
« 8. Carré à concavité dorso-médiale (...).
« 9. Arcade zygomatique mince sur toute sa longueur. » (HOPSON, BARGHUSEN, 1986, tabl. 4, 49).

La question des relations entre les Tritheledontidae et les Mammifères sera examinée plus loin, et cette liste de caractères ne sera donc pas analysée ici en détail. On remarquera cependant que les caractères 2 et 9 ne sont pas nécessairement des synapomorphies des Tritheledontidae et des Mammifères, et qu'ils peuvent être interprétés plus simplement, sans qu'il soit nécessaire d'envisager de réversions, comme des caractères de Cynodontes très primitifs.

En définitive, la position phylogénétique assignée aux Tritheledontidae (« Ictidosauria ») par HOPSON et BARGHUSEN (1986) paraît donc mal étayée. Plus sensible que ces auteurs au nombre élevé des caractères qui me semblent pouvoir être interprétés comme des caractères plésiomorphes, je préfère m'en tenir à l'hypothèse, exposée plus haut, selon laquelle les Tritheledontidae, étroitement apparentés aux Therioherpetidae, tiendraient directement leur origine de Cynodontes très archaïques. Cette hypothèse n'est cependant pas très sûre : elle présente en particulier l'inconvénient d'impliquer qu'un certain nombre de caractères soient apparus parallèlement chez les Tritheledontidae et chez certains Cynodontes spécialisés (Tritylodontidae, notamment).

C — LES DROMATHERIIDAE ET QUELQUES AUTRES CYNODONTES CARNIVORES TARDIFS

Il reste maintenant à envisager quelques formes du Trias supérieur qui ne sont représentées que par un matériel très pauvre (généralement des mandibules incomplètes ou des dents isolées). Beaucoup de ces formes ont été regroupées par HOPSON et KITCHING (1972) dans la rubrique fourre-tout « Cynodontia incertae sedis ». L'un des noms qui figurait alors dans cette rubrique, *Archaeodon reuningi* Huene, 1925, doit être abandonné : il a été montré en effet que ce qui avait été désigné comme le spécimen-type de cette espèce était en réalité un remplissage de calcédoine d'une lacune d'un bloc de lave (HOPSON et REIF, 1981). En revanche, depuis l'article de HOPSON et KITCHING (1972), d'autres fragments de mandibules et d'autres dents isolées de petits Cynodontes carnivores du Trias supérieur ont été décrits, tant en Europe occidentale qu'aux États-Unis.

1. Les Dromatheriidae

DÉFINITION DE LA FAMILLE DES DROMATHERIIDAE Gill, 1872. — Très petits Cynodontes. Dentaire très long, grêle, à symphyse peu profonde, à apophyse coronoïde étroite et peu élevée, à région angulaire non marquée ou peu marquée, à processus articulaire se détachant peu de l'apophyse coronoïde. Trois incisives par hémimandibule. Canine inférieure faible. Les premières postcanines inférieures sont unicuspides. Les dernières, fortement comprimées latéralement, sont constituées d'une petite série de cuspides pointues formant ensemble un tranchant longitudinal; la cuspide principale est beaucoup plus développée que les cuspides accessoires, elle s'élève nettement plus haut que ces dernières, et elle n'est pas

recourbée vers l'arrière, ou ne l'est que très faiblement; il n'y a aucune trace de cingulum, ni lingual, ni labial; la racine présente un début de dédoublement; il n'y a pas de limite morphologique nette entre la couronne et la racine.

Composition de la famille

Aux Dromatheriidae ainsi définis pourraient appartenir trois genres, *Dromatherium, Microconodon* et *Pseudotriconodon*.

Le genre *Dromatherium* Emmons, 1857, comporte une seule espèce, *Dromatherium sylvestre* Emmons, 1857, représentée uniquement par un petit dentaire portant une denture complète mais où de nombreuses postcanines ont été endommagées. Le spécimen provient de Caroline du Nord, États-Unis d'Amérique. Groupe de Newark, Formation de Cumnock, Trias supérieur.

Le genre *Microconodon* Osborn, 1886, est lui aussi monospécifique. L'espèce *Microconodon tenuirostris* Osborn, 1886, n'est connue que par son spécimen-type, un très petit dentaire portant quelques postcanines bien conservées. La provenance géographique et stratigraphique est la même que celle de *Dromatherium sylvestre*. *Microconodon tenuirostris* a été repris par Palmer (1903) sous le nom de *Tytthoconus tenuirostris*. Ce nom nouveau ne se justifie pas et doit être rejeté.

Au genre *Pseudotriconodon* Hahn, Lepage et Wouters, 1984, appartiendraient deux espèces : *Pseudotriconodon wildi* et *Pseudotriconodon chatterjeei*.

Pseudotriconodon wildi Hahn, Lepage et Wouters, 1984, est connu par une série de dents isolées provenant d'un même gisement des Marnes irisées du Norien moyen du nord du Luxembourg.

Pseudotriconodon chatterjeei Lucas et Oates, 1988, n'est représenté que par son spécimen-type, un fragment de dentaire portant une postcanine et une postcanine isolée considérée comme provenant probablement du même dentaire. Membre supérieur de la Formation de Chinle (Trias supérieur), Nouveau-Mexique, États-Unis d'Amérique.

Position phylogénétique des Dromatheriidae

A la différence de Hahn, Lepage et Wouters (1984), je n'inclus pas *Therioherpeton* dans les Dromatheriidae. Il n'y a pourtant qu'un seul caractère qui semble distinguer *Therioherpeton* des Dromatheriidae : sur les postcanines de *Therioherpeton*, la cuspide principale est à peine plus haute que les cuspides accessoires, tandis que sur celles des Dromatheriidae, la cuspide principale est très nettement plus développée que les cuspides accessoires. Il est tout à fait possible que ce seul caractère n'ait que peu de valeur, et que Hahn, Lepage et Wouters (1984) aient eu raison de classer *Therioherpeton* parmi les Dromatheriidae. Toutefois, dans l'état actuel de nos connaissances, le rattachement pur et simple de *Therioherpeton* aux Dromatheriidae me paraît prématuré; *Therioherpeton* nous est en effet connu seulement par son crâne, par un fragment de la branche montante du dentaire, et par une postcanine inférieure, tandis que les restes décrits de Dromatheriidae se limitent à des fragments de mandibules et à des dents isolées : on dispose donc, me semble-t-il, de trop peu d'éléments de nature anatomique identique qui soient connus à la fois chez *Therioherpeton* et chez les Dromatheriidae.

Il reste que, sur la base des données actuelles, il est logique de rapprocher Therioherpetidae et Dromatheriidae, ce qui conduit à modifier légèrement le schéma proposé précédemment : les Dromatheriidae pourraient être le groupe-frère des Therioherpetidae, et c'est l'ensemble Dromatheriidae + Therioherpetidae qui constituerait alors le groupe-frère des Tritheledontidae ; et si l'on tient à conserver une superfamille des Tritheledontoidea, elle devra alors inclure les Tritheledontidae, les Therioherpetidae et les Dromatheriidae.

2. Formes carnivores d'affinités incertaines

Le genre *Tricuspes* E. von Huene, 1933, ne comporte que l'espèce *Tricuspes tuebingensis* E. von Huene, 1933, à laquelle on rapporte diverses dents isolées provenant du Rhétien d'Europe occidentale (Allemagne, Suisse et France). CLEMENS (1980) a admis que *Tricuspes* pouvait être un Mammifère, mais il reconnaît qu'il ne présente aucun des caractères qui permettraient de le rattacher à une famille ou à un ordre connu. Si *Tricuspes* n'est pas un Mammifère, il pourrait s'agir d'un Cynodonte et, en raison de la bipartition de la racine des postcanines, probablement d'un Dromathériidé.

Le genre *Lepagia* Hahn, Wild et Wouters, 1987, a pour espèce-type et unique espèce *Lepagia gaumensis* Hahn, Wild et Wouters, 1987, dont le spécimen-type est un fragment de mandibule portant une postcanine. Il s'agirait d'un Chiniquodontidé pour HAHN, WILD et WOUTERS (1987) ; cette attribution, toutefois, me paraît extrêmement douteuse et, dans l'état actuel des connaissances, la position phylogénétique de *Lepagia* me paraît impossible à préciser. *Lepagia gaumensis* est connu dans le Rhétien de Belgique et de Suisse.

Le genre *Gaumia* Hahn, Wild et Wouters, 1987, a comme espèce-type *Gaumia longiradicata* Hahn, Wild et Wouters, 1987, et comme autre espèce possible *Gaumia*? *incisa* Hahn, Wild et Wouters, 1987, toutes deux représentées seulement par des dents isolées. Les deux espèces rapportées au genre *Gaumia* sont connues dans la Formation des Sables de Mortinsart, Rhétien inférieur du sud de la Belgique. L'espèce *Gaumia*? *incisa* est en outre présente dans le Rhétien supérieur de Suisse. La position systématique du genre *Gaumia*, connu par un matériel trop fragmentaire, est actuellement incertaine.

Au genre *Kunminia* Young, 1947, n'est rapportée qu'une espèce, *Kunminia minima* Young, 1947, connue seulement par son spécimen-type, un petit crâne mal conservé, mal dégagé, qui a disparu des collections. *Kunminia minima* a été découvert dans la Formation de Lufeng inférieure (Trias terminal) du Yunnan, Chine. Il pourrait s'agir soit d'un Mammifère primitif, soit d'un Cynodonte voisin des Dromatheriidae ou appartenant à cette dernière famille.

IX — LES CYNODONTES ET L'ORIGINE DES MAMMIFÈRES

Il y a quelques années, GARDINER (1982), bientôt suivi par LØVTRUP (1985), a estimé que les Oiseaux étaient les plus proches parents actuels des Mammifères, ce qui implique aussi que les ancêtres immédiats des Mammifères ne soient pas des Reptiles mammaliens. Ce point de vue iconoclaste reposait, à dire vrai, plus sur l'analyse des formes actuelles que sur celle des

formes fossiles et prenait plus en considération les caractères biochimiques ou physiologiques que les données anatomiques. Il est notamment réfuté par GAUTHIER, KLUGE et ROWE (1988), et de manière convaincante me semble-t-il.

En revanche, tous les auteurs récents qui ont étudié les Thérapsides s'accordent au moins sur un point, qui est que les Mammifères s'enracinent dans les Cynodontes (au sens large, incluant donc les Ictidosauriens et les Tritylodontes). Ce point de vue est raisonnable compte tenu du faisceau impressionnant de caractères mammaliens présents chez les Cynodontes en général, et plus encore chez leurs représentants les plus tardifs. Reste à savoir quel groupe de Cynodontes pourrait représenter le groupe-frère des Mammifères, et là, en revanche, existent de sérieuses divergences de vues.

Très schématiquement, les opinions émises ont été les suivantes :

1. Les Mammifères dérivent de Cynodontes peu spécialisés du type de *Thrinaxodon* (CROMPTON, 1972*b*, par exemple).
2. Les Mammifères dérivent de Chiniquodontidae évolués voisins de *Probainognathus* (ROMER, 1970; CROMPTON, JENKINS, 1979, par exemple).
3. Les Mammifères sont le groupe-frère des « Ictidosauriens » (= Tritheledontidae) (HOPSON, BARGHUSEN, 1986, par exemple).
4. Les Mammifères dérivent d'une forme comparable à *Therioherpeton* (BONAPARTE, BARBERENA, 1975).
5. Les Mammifères sont le groupe-frère des Tritylodontidae, ou d'un ensemble associant Tritylodontidae et Tritheledontidae (KEMP, 1982, 1983 ou 1988, par exemple).

L'hypothèse 1, formulée en des temps précladistes, est fondée sur l'idée que les Cynodontes les plus évolués présentent des spécialisations incompatibles avec les structures anatomiques des premiers Mammifères, et qu'ils se sont donc éteints sans descendance. En revanche, des formes voisines de *Thrinaxodon*, n'ayant encore acquis aucune de ces spécialisations, pourraient annoncer les Mammifères primitifs que sont par exemple les Morganucodontidae. Cette hypothèse a l'inconvénient de supposer l'existence d'une longue lignée — des Thrinaxodontidae aux Morganucodontidae — qui n'aurait laissé aucun jalon intermédiaire connu. Il faudrait supposer qu'au cours de cette évolution des changements majeurs se sont produits, incluant en particulier un développement important du palais secondaire, un développement plus important encore du dentaire, la perte du préfrontal et du postorbitaire, ainsi qu'un changement des modalités du remplacement dentaire.

Les atouts des Thrinaxodontidae en tant qu'ancêtres potentiels des Mammifères sont en définitive maigres : on notera surtout des similitudes de structure entre les postcanines de *Thrinaxodon* et les molaires de *Morganucodon*. Une analyse cladistique ne ferait cependant apparaître aucune synapomorphie convaincante qui soit partagée exclusivement par les Thrinaxodontidae et les Morganucodontidae.

L'hypothèse 2, selon laquelle les Mammifères dériveraient de formes voisines de *Probainognathus*, paraît plus séduisante au premier abord. A dire vrai, elle était surtout satisfaisante à l'époque où, à la suite de ROMER (1970), on pensait que *Probainognathus* présentait une double articulation crânio-mandibulaire, reptilienne et mammalienne, entre carré et articulaire d'une part, entre squamosal et dentaire d'autre part. Il est aujourd'hui admis que le dentaire ne fait qu'approcher de très près le squamosal et que ce dernier ne s'articule qu'avec le surangulaire.

Selon CROMPTON et JENKINS (1979), il resterait cependant cinq caractères de *Probainognathus* qui en feraient le plus proche parent des Mammifères. Quatre de ces caractères concerneraient le crâne ou la denture :

« (1) la fosse glénoïde est développée dans le squamosal (bien que le dentaire n'ait pas été en contact avec le squamosal, il se trouve très près de cette articulation); (2) la denture postcanine consiste en des dents qui sont ovales longitudinalement en vue occlusale, et ont de petites cuspides cingulaires; (3) la structure du périotique et ses relations avec l'alisphénoïde chez les Triconodontes (ainsi que chez les Morganucodontidae) pourrait avoir dérivé de celle de Cynodontes tels que *Probainognathus*; (4) la fréquence du remplacement dentaire chez *Probainognathus* était plus faible que chez les Cynodontes plus primitifs tels que *Thrinaxodon* (...). » (CROMPTON et JENKINS, 1979 : 67).

Le caractère (1) (présence d'une fosse glénoïde du squamosal) n'existe en effet, à ma connaissance, que chez *Probainognathus* et les Mammifères. Mais dans la mesure où cette fosse sert à l'articulation avec le surangulaire chez *Probainognathus*, avec le dentaire chez les Mammifères, je suis tenté de ne voir dans son apparition dans les deux groupes qu'un parallélisme. Le caractère (2) me paraît mal analysé par CROMPTON et JENKINS : je n'ai jamais observé de cingulum lingual à cuspides sur les postcanines des spécimens que j'ai eu l'occasion d'examiner. Quant aux deux autres caractères, comme l'a souligné KEMP (1983 : 355-356), ils ne sont pas partagés exclusivement par *Probainognathus* et par les Mammifères, mais sont très répandus chez un très grand nombre de Cynodontes.

L'hypothèse 3 (les « Ictidosauria » [= Tritheledontidae] sont le groupe-frère des Mammifères) est à mon avis la plus plausible. Les synapomorphies proposées par HOPSON et BARGHUSEN (1986) sont, rappelons-le, les suivantes :

« 1. Le palais secondaire osseux s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de la rangée dentaire (...).
« 2. Le basicrâne est raccourci antéro-postérieurement au-delà de l'état représenté chez les Thrinaxodontidae.
« 3. Émail prismatique.
« 4. Postcanines supérieures à cingulum externe.
« 5. Barre postorbitaire perdue.
« 6. Postorbitaire perdu (...).
« 7. Préfrontal perdu (...).
« 8. Carré à concavité dorso-médiale (...).
« 9. Arcade zygomatique mince sur toute sa longueur. » (HOPSON, BARGHUSEN, 1986, tabl. 4, 49).

Comme je l'ai déjà signalé précédemment, certaines de ces synapomorphies ne me paraissent pas convaincantes :

— le basicrâne court est pour moi plutôt un caractère de Cynodontes primitifs qui se serait conservé chez les Tritheledontidae comme chez les Mammifères;

— des études récentes sur la microstructure de l'émail dentaire ont montré d'une part qu'on trouvait aussi un émail prismatique chez certains Reptiles qui n'ont rien de mammalien et, d'autre part, qu'il existait des variantes dans l'émail prismatique des Mammifères.

D'autres caractères sont représentés aussi soit chez les Chiniquodontidae (caractère 1), soit chez les Tritylodontidae (caractères 5 à 8), mais il pourrait bien sûr s'agir de simples parallélismes.

Que les Tritheledontidae puissent être le groupe-frère des Mammifères ne me paraît pas une hypothèse à exclure. Les Tritheledontidae présentent en effet non seulement un grand nombre de caractères crâniens dérivés que l'on retrouve chez les Mammifères, mais encore un

type de structure dentaire qu'on ne connaît chez aucun autre Cynodonte et qui pourrait, en revanche, s'apparenter à celui des premiers Mammifères, au moins par la présence d'un cingulum externe sur les postcanines supérieures.

L'hypothèse 4 — qui suppose une étroite parenté entre les Therioherpetidae et les Mammifères — n'est au fond guère éloignée de la précédente si l'on admet comme je le fais que les Therioherpetidae sont eux-mêmes proches des Tritheledontidae. *Therioherpeton* est certes très imparfaitement connu. Remarquons toutefois qu'il apparaît comme moins mammalien que les Tritheledontidae par son palais secondaire plus court et par ses postcanines supérieures dépourvues de cingulum externe, mais en revanche comme plus mammalien que ces derniers par les racines de ses postcanines qui montrent un début de dédoublement.

C'est surtout KEMP (1982; 1983; 1988) qui a défendu l'hypothèse 4, celle d'une étroite parenté entre les Tritylodontidae et les Mammifères.

S'il est clair que le crâne des Tritylodontidae est très mammalien dans son aspect général, il n'en est pas moins vrai que la plupart des caractères présentés par KEMP (1983 : 360-369) comme communs aux Tritylodontidae et aux Morganucodontidae peuvent plus souvent être regardés comme des caractères manifestant une certaine ressemblance entre les deux groupes que comme des caractères réellement identiques.

Quoi qu'en dise KEMP, par exemple, la structure du périotique chez le Tritylodontidé *Bienotherium* reste fort différente de celle des Morganucodontidae et ne se distingue que sur des points relativement mineurs de celle des autres Cynodontes : en particulier, il n'y a toujours chez *Bienotherium* qu'un seul foramen pour les branches maxillaire et mandibulaire du trijumeau, et il s'ouvre à la limite entre périotique et épiptérygoïde, tandis que chez les Morganucodontidae existent deux foramens distincts qui s'ouvrent tous deux entièrement dans le périotique.

Un certain nombre de caractères mis en avant par KEMP pour démontrer la proche parenté des Tritylodontidae et des Morganucodontidae portent sur l'anatomie interne du crâne ; par exemple sur le trajet du canal infraorbitaire qui livre passage à la branche maxillaire du trijumeau innervant le museau. Malheureusement, ces caractères de l'anatomie interne du crâne sont loin d'être également bien connus chez tous les Cynodontes : le fait que certains d'entre eux soient partagés par les Tritylodontidae et les Morganucodontidae ne signifie donc pas nécessairement qu'ils leur soient exclusifs.

Enfin, certains caractères considérés par KEMP comme communs aux Tritylodontidae et aux Morganucodontidae ne sont en fait communs qu'à *certains* Tritylodontidae et aux Morganucodontidae : ainsi, le processus transverse du ptérygoïde (lame latérale du ptérygoïde dans la nomenclature de KEMP), qui est réduit chez les Morganucodontidae, est certes réduit également chez le Tritylodontidé *Oligokyphus* mais garde en revanche un développement important chez d'autres Tritylodontidae, tel *Kayentatherium*, par exemple.

En définitive, les caractères les plus manifestement mammaliens des Tritylodontidae restent la perte du préfrontal et du postorbitaire, et la présence de plusieurs racines aux postcanines. Parmi les Cynodontes, la perte du préfrontal et du postorbitaire ne représente pas une spécialisation exclusive des Tritylodontidae, puisqu'on la retrouve chez les Tritheledontidae. La présence de plusieurs racines aux postcanines, en revanche, est bien un caractère unique chez les Cynodontes. Cependant, à mon avis, les autres caractères dentaires des Tritylodontidae et l'essentiel de leurs caractères crâniens les rapprochent plutôt des Cynodontes gomphodontes, même si leurs relations phylétiques précises avec ces derniers

peuvent encore donner matière à discussion. Si les Tritylodontidae sont bien l'un des rameaux terminaux d'une longue lignée à spécialisations végétariennes, on conçoit mal comment ils pourraient être le groupe-frère des Morganucodontidae à denture typiquement carnivore, à moins d'envisager toute une série d'improbables et tardives réversions.

Kemp a cependant aussi émis l'hypothèse que les Tritheledontidae pourraient être plus étroitement apparentés aux Morganucodontidae que les Tritylodontidae (Kemp, 1982 : fig. 104; 1983 : 370 et fig. 11 ; 1988 : 18-19). Ceci le conduit à considérer, conditionnellement, les Tritheledontidae comme le groupe-frère des Mammifères, les Tritylodontidae restant le groupe-frère de l'ensemble Tritheledontidae + Mammifères. Ce point de vue, qui suppose une parenté proche entre les Tritylodontidae et les Tritheledontidae, ne me paraît pas pouvoir être soutenu, les quelques rares caractères spécialisés communs aux Tritylodontidae et aux Tritheledontidae résultant à mon avis de convergences (voir plus haut).

Rowe (1988) a étudié, au moyen du programme PAUP, des transformations de 176 caractères du crâne et du squelette postcrânien parmi les Placentalia, Marsupialia, Multituberculata, Monotremata, Morganucodontidae, Tritylodontidae et chez *Exaeretodon*. Le résultat de ce travail se résume dans une phylogénie où les Tritylodontidae apparaissent comme le groupe-frère des Mammifères (au sens large, appelés par lui les Mammaliaformes). On notera cependant que Rowe n'a analysé qu'un très petit nombre de Cynodontes — les Tritylodontidae et *Exaeretodon* —, et qu'il a exclu de son travail les formes qui sont à mon sens les plus mammaliennes, les Therioherpetidae et les Tritheledontidae. En outre, on remarquera que les caractères considérés par lui comme communs aux Tritylodontidae et aux Mammifères ne sont pas nécessairement des synapomorphies de ces seuls deux groupes, et qu'ils peuvent résulter d'un parallélisme. Il faut être attentif au fait que le mode d'étude choisi par Rowe implique que chaque caractère soit défini sous une forme très simple et de telle manière que seules leur présence ou leur absence puissent être prises en considération.

Plus intéressante est, à mon avis, la conception relativement restrictive qu'a Rowe des Mammifères, limités selon lui à l'ensemble des taxons descendant de l'ancêtre commun le plus récent des Monotremata et des Theria, et excluant par conséquent, notamment, les Morganucodontidae aussi bien que les Kuehneotheriidae (qui font partie de ce qu'il nomme les Mammaliaformes). Cette conception restrictive pourrait être opposée à la conception extensive de Crompton et Sun Ai-lin (1985) qui incluent au contraire dans les Mammifères toute une série de formes très archaïques du Trias terminal et du Jurassique inférieur.

Qu'est-ce donc au fond qu'un Mammifère? En fait, aucun des Cynodontes évolués à qui on avait par le passé attribué une double articulation crânio-mandibulaire reptilienne et mammalienne ne semble avoir de véritable articulation mammalienne, la deuxième articulation se faisant en réalité entre squamosal et surangulaire. Je serais donc tenté de revenir à une définition minimum, traditionnelle, désignant comme Mammifère un Vertébré tétrapode possédant une articulation crânio-mandibulaire entre squamosal et dentaire. Mais ceci ne signifie nullement que les Mammifères ainsi sommairement définis constituent un ensemble véritablement homogène.

Il était d'usage, jusqu'à un passé relativement récent, de considérer les Mammifères comme se répartissant en deux lignées principales : la lignée des Mammifères thériens (Theria), ayant pour représentants actuels les Marsupiaux et les Euthériens, et la lignée des Mammifères non thériens (Atheria pour certains auteurs) auxquels on rattachait notamment les Monotrèmes actuels et de nombreuses formes fossiles dont les Morganucodontidae.

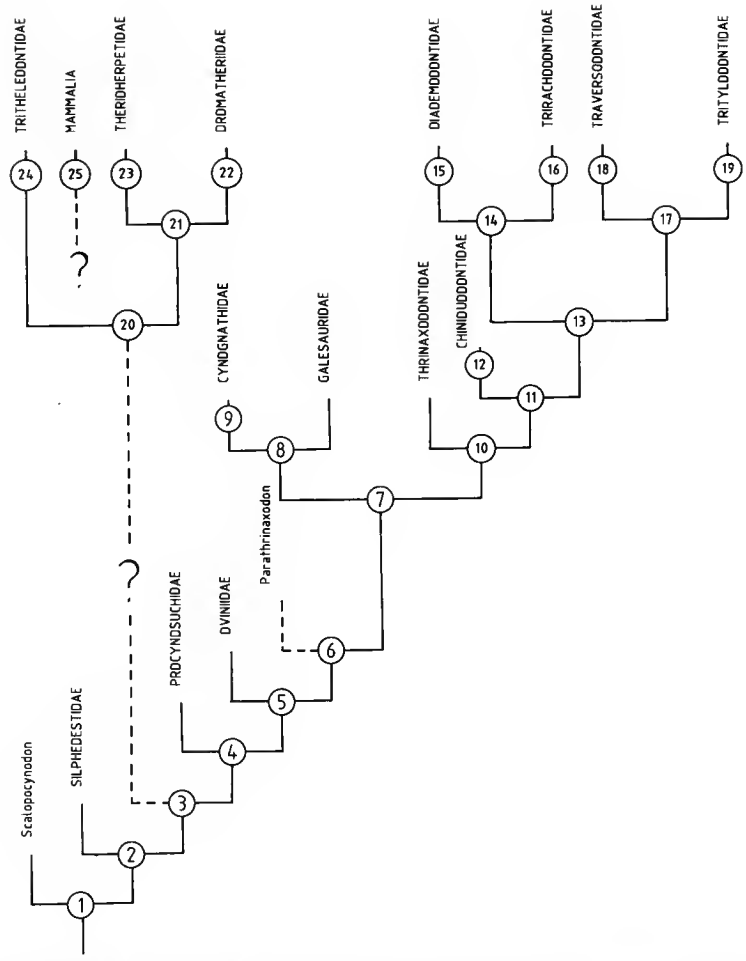


FIG. 8. — Phylogénie des Cynodontes. On trouvera dans le texte une analyse complète des caractères qui apparaissent aux différents niveaux. Je n'ai fait apparaître ci-après qu'une liste volontairement restreinte à ceux qui me paraissent les plus typiques des divers ensembles.

1. Palais secondaire formé par les lames palatales des prémaxillaires, maxillaires et palatins. Pas de fosse sous-orbitaire. Condyle occipital partiellement dédoublé. Apophyse coronoïde du dentaire nettement détachée de la branche horizontale. Lame réfléchie de l'angulaire réduite. Denture différenciée, postcanines à plusieurs cuspides. — **2.** Contact entre nasal et lacrymal. Perte des dents ptérygoïdiennes. — **3.** Développement de la crête sagittale. Réduction du nombre des précanines. Développement d'un cingulum lingual à cuspides sur les postcanines inférieures. — **4.** Développement d'un cingulum lingual sur les postcanines supérieures. — **5.** Précanines vestigiales. Quadratojugal non apparent en vue latérale car recouvert par le squamosal. — **6.** Perte des précanines. — **7.** Réduction du nombre des incisives à 4 incisives supérieures et 3 incisives inférieures par demi-mâchoire. Réduction des dimensions du carré. Début de l'établissement d'un contact entre surangulaire et squamosal. **8.** Perte du cingulum lingual à cuspides sur les postcanines. Passage en pente douce du bord dorsal de l'occiput au bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique. Disparition de la fosse interptérygoïdienne. — **9.** Disparition de l'échancrure dorsale entre l'occiput et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique. — **10.** Développement de l'échancrure dorsale entre l'occiput et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique. — **11.** Élargissement des postcanines (caractère sujet à réversion chez beaucoup de Chiniquodontidae). Très profonde échancrure dorsale entre l'occiput et le bord dorsal de l'arrière de l'arcade zygomatique. Grand dentaire avec nette différenciation de sa région postérieure en une apophyse coronoïde, un processus articulaire et une région angulaire. — **12.** Le palais

De nombreux caractères dérivés, complexes, tels que la lactation, étant communs aux Monotrèmes et aux Thériens, la monophylie des Mammifères n'était habituellement pas remise en cause. L'unité des Atheria reposait cependant sur des bases fragiles, essentiellement le développement important de la lame antérieure du périotique, commun aux Morganucodontidae et aux Monotrèmes (CROMPTON et JENKINS, 1979). Des découvertes de Monotrèmes fossiles allaient modifier ces conceptions : le plus ancien Monotrème connu, *Steropodon*, du Crétacé inférieur d'Australie, possède en effet des molaires qui annoncent les molaires tribosphéniques des Mammifères thériens, ce qui a conduit à placer les Monotrèmes vers la base de la lignée des Theria (ARCHER, FLANNERY, RICHIE et MOLNAR, 1985; KIELAN-JAWOROWSKA, CROMPTON et JENKINS, 1987). La lignée des Atheria, amputée des Monotrèmes, n'a donc plus de représentants actuels. En conséquence, on ne peut affirmer que les formes fossiles attribuées aux Atheria avaient acquis l'ensemble des caractéristiques, notamment physiologiques, qui contribuent tant à conférer son unité à la classe des Mammifères. Compte tenu par ailleurs de l'existence de plusieurs groupes distincts de Cynodontes qui approchent de très près le stade structural mammalien, il ne paraît pas absurde de se demander à nouveau si les Mammifères — compris dans leur sens le plus large — sont monophylétiques ou polyphylétiques.

La question de la transition entre le stade structural reptilien et le stade structural mammalien n'est donc pas parfaitement claire, et elle ne trouvera sans doute pas de réponse unanimement acceptée tant qu'on ne disposera pas de documents fossiles plus nombreux et plus complets.

CONCLUSIONS

Au cours des trente dernières années, nos connaissances sur l'anatomie des Cynodontes se sont profondément renouvelées, en particulier grâce à l'introduction de l'anatomie fonctionnelle par BARGHUSEN et par CROMPTON pour l'étude des mouvements mandibulaires (voir par

secondaire atteint ou dépasse le niveau des dernières postcanines. Développement du processus articulaire du dentaire. — **13.** Disparition des foramens carotidiens. Les postcanines supérieures et inférieures entrent très largement en contact les unes avec les autres par leurs faces occlusales. — **14.** Développement d'un processus descendant du jugal. Multiplication du nombre des petites cuspides accessoires sur le pourtour de la couronne des postcanines. — **15.** Développement de petites crénulations dans la partie centrale de la couronne des postcanines. — **16.** Formation, dans la partie centrale de la couronne des postcanines, d'un relief élevé, indépendant des cuspides labiale et linguale principales, et constitué par une crête ou une cuspide orientée transversalement. — **17.** Régression des cuspides accessoires des postcanines. Différence marquée entre les structures des postcanines supérieures et inférieures ; ces dernières sont beaucoup plus étroites. Les rangées des postcanines tendent à devenir parallèles entre elles et à se rapprocher du plan sagittal. Perte de l'ectoptérygoïde. — **18.** Constitution, sur les postcanines inférieures, d'un talon postérieur déprimé en un vaste bassin. — **19.** Postcanines constituées de rangées longitudinales de cuspides. Disparition de la canine. Perte du préfrontal et du postorbitaire. — **20.** Développement de crêtes occipitales situées dans le prolongement l'une de l'autre, sans échancrure interpariétale. Perte du préfrontal et du postorbitaire. Très grand développement du dentaire. Réduction du nombre des incisives. Les postcanines, sectoriales, ont une implantation plus ou moins oblique par rapport à l'axe de la série dentaire. — **21.** Postcanines dépourvues de cingulum. — **22.** La cuspide principale des postcanines, développée, s'élève bien au-dessus des cuspides accessoires. — **23.** Réduction de la cuspide principale des postcanines, qui dépasse à peine le niveau des cuspides accessoires. — **24.** Très grand développement postérieur du palais secondaire. Développement d'un cingulum labial sur les postcanines supérieures. — **25.** Formation d'une articulation crânio-mandibulaire entre squamosal et dentaire.

exemple BARGHUSEN, 1968; CROMPTON, 1972*a* et *b*; CROMPTON et HYLANDER, 1986), ou par ALLIN pour l'étude de l'audition (ALLIN, 1975; 1986).

Pendant la même période, de nombreuses espèces nouvelles étaient créées — en Amérique du Sud surtout, mais aussi sur tous les autres continents, Australie exceptée —, tandis que l'on commençait à émettre des doutes sur la validité de bien des taxons décrits anciennement, en Afrique du Sud notamment.

En ce qui concerne la phylogénie des Cynodontes, beaucoup d'hypothèses diverses ont été émises. Celle que je propose a été exposée, élément après élément, tout au long de cet article; elle peut être résumée en un cladogramme général (fig. 8).

Très schématiquement, l'analyse de ce cladogramme conduit à formuler les propositions suivantes :

— Le Cynodonte le plus primitif serait *Scalopocynodon* chez lequel le contact entre lacrymal et nasal ne serait pas encore établi.

— Apparaîtraient ensuite successivement trois familles, les Silphedestidae, les Procynosuchidae et les Dviniidae, gardant en commun quelques caractères plésiomorphes, en particulier la présence d'un grand nombre d'incisives et d'une ou plusieurs précanines, mais se distinguant entre elles notamment par la structure de leurs postcanines. Chez les Silphedestidae, en effet, les postcanines sont dépourvues de cingulum et constituées simplement de trois cuspides coupantes, alignées antéro-postérieurement, la cuspide médiane étant la cuspide principale. Chez les Procynosuchidae, les postcanines présentent en outre un cingulum lingual portant de très petites cuspides accessoires. Chez les Dviniidae, on peut considérer que ce cingulum à cuspides s'hypertrophie, puisqu'il gagne la face labiale de la dent et constitue un anneau complet, ou presque complet, autour de la couronne.

— A ces Cynodontes primitifs font suite des formes qui sont toutes caractérisées par un nombre d'incisives plus réduit et par la perte des précanines. Elles se répartissent en deux lignées principales : une lignée carnivore et une lignée comportant les Cynodontes gomphodontes.

— La lignée carnivore comprendrait successivement les Galesauridae et les Cynognathidae. Elle serait caractérisée notamment par la perte du cingulum lingual des postcanines, qui deviennent franchement sectoriales, et par l'effacement progressif de l'échancrure dorsale entre l'occiput proprement dit et la portion postérieure de l'arcade zygomatique.

— De la lignée qui aboutit aux Cynodontes gomphodontes (Diademodontidae, Trirachodontidae et Traversodontidae), caractérisés par des postcanines élargies, se détacheraient successivement les Thrinaxodontidae et les Chiniquodontidae. Les Thrinaxodontidae ne possèdent pas de spécialisations marquées. On note cependant un début de différenciation d'une échancrure dorsale entre l'occiput et l'arrière de l'arcade zygomatique, ce qui semble annoncer les Chiniquodontidae et les Cynodontes gomphodontes. Les Chiniquodontidae présentent des postcanines originellement prégomphodontes, mais souvent secondairement sectoriales chez les derniers représentants de la famille. Les Tritylodontidae, extrêmement spécialisés et d'origine encore incertaine, pourraient représenter le groupe-frère des Traversodontidae.

— Les Tritheledontidae, Therioherpetidae et Dromatheriidae sont probablement étroitement apparentés entre eux. Ils constituent un rameau très isolé, peut-être dérivé directement de Cynodontes très primitifs. Ils présentent une curieuse association de caractères apparemment

très archaïques et de caractères mammaliens très accusés. C'est probablement de leur côté que s'enracinent les Mammifères.

En présentant cette phylogénie, j'ai bien conscience de n'émettre, après beaucoup d'autres, qu'une hypothèse de plus. Mais c'est sans doute de la confrontation de toutes ces hypothèses que naîtra une meilleure connaissance des Cynodontes.

Remerciements

Cette étude n'a pu être réalisée qu'à la suite de visites, nombreuses et souvent prolongées, dans divers musées et institutions scientifiques. Je remercie mes collègues étrangers qui m'ont donné accès aux collections ou qui m'ont aidé lors de ces séjours, et tout particulièrement : en Afrique du Sud, Mmes H. M. ANDERSON et J. M. MAGUIRE, MM. J. M. ANDERSON, A. S. BRINK, M. A. CLUVER, S. FOURIE, C. E. GOW, A. W. KEYSER, J.W. KITCHING, M. A. RAATH, B.S. RUBIDGE, R. M. H. SMITH, J.A. VAN DEN HEEVER et J. VAN HEERDEN; en Allemagne, M. F. WESTPHAL; en Argentine, MM. J. F. BONAPARTE et J. POWELL; au Brésil, M. M. C. BARBERENA; aux États-Unis, M. E.S. GAFFNEY; en Grande-Bretagne, M^mes^J. CLACK, G. M. KING et A. MILNER, MM. A. J. CHARIG, A.R. I. CRUICKSHANK et T. S. KEMP; au Lesotho, M. D. P. AMBROSE; en URSS, MM. M. F. IVAKHNENKO, M. A. ŠIŠKIN et L. P. TATARINOV.

Je souhaite également exprimer toute ma gratitude à Mmes J. BRONDEL et E. MOLIN pour la préparation du manuscrit, à Mmes Ch. DURAND et F. PILARD pour l'illustration, ainsi qu'à Mme P. DUPÉRIER qui a assuré l'édition de ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLIN, E. F., 1975. — Evolution of the Mammalian Middle Ear. *J. Morphol.*, Philadelphia, **147** (4) : 403-437.

— 1986. — The Auditory Apparatus of Advanced Mammal-like Reptiles and Early Mammals. *In* : HOTTON (N.), MACLEAN (P. D.), ROTH (J. J.), ROTH (E. C.), The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles. Smithsonian Institution Press, Washington : 283-294.

AMALITZKY, V. P., 1922. — Diagnoses of the new forms of Vertebrates and Plants from the Upper Permian of North Dvina. *Bull. Acad. Sci. Russ.*, Leningrad, 6e sér., **16** : 329-340.

AMEGHINO, F., 1903. — Los diprotodontes del orden de los plagiolacoideos y el origen de los roedores y de los polimastodontes. *An. Mus. nac. B. Aires*, **1** (3) : 81-192.

ARCHER, M., T. F. FLANNERY, A. RICHIE et R. E. MOLNAR, 1985. — First Mesozoic mammal from Australia — an early Cretaceous monotreme. *Nature*, London, **318** : 363-366.

BARBERENA, M. C., 1974. — Contribução ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil. Ministério de educação e cultura; Universidade Federal do Rio Grande do Sul : 1-194.

BARBERENA, M. C., J. F. BONAPARTE et A. M. S. TEIXEIRA, 1987. — *Thrinaxodon brasiliensis* sp. nov., a primeira ocorrênciea de cinodontes galessauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro : 67-76.

BARGHUSEN, H. R., 1968. — The lower jaw of cynodonts (Reptilia, Therapsida) and the evolutionary origin of mammal-like adductor jaw musculature. *Postilla*, New Haven (Conn.), (116) : 1-49.

BATTAIL, B., 1982. — Essai de phylogénie des Cynodontes (Reptilia, Therapsida). *Geobios*, Lyon, mémoire spécial 6 : 157-167.

— 1983. — La phylogénie des Cynodontes gomphodontes. *Acta palaeontol. pol.*, Warszawa, **28** (1-2) : 19-30.

BONAPARTE, J. F., 1962. — Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretoton frenguellii*, Cabrera, y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los cinodontes sudamericanos. *Públ. Mus. munic. Cienc. nat. Tradic. Mar del Plata*, **1** (5) : 135-202.

— 1963*a*. — Un nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio superior de San Juan, *Proexaeretodon vincei* n. gen., n. sp. (Cynodontia-Traversodontidae). *Acta geol. lilloana*, Tucumán, **4** : 129-133.

— 1963*b*. — Descripción de *Ischignathus sudamericanus* n. gen. n. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio superior de San Juan, Argentina. *Acta geol. lilloana*, Tucumán, **4** : 111-128.

— 1966*a*. — Una nueva « fauna » triásica de Argentina (Therapsida : Cynodontia, Dicynodontia). Concideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, Buenos Aires, **4** (8) : 243-296.

— 1966*b*. — *Chiniquodon* Huene (Therapsida-Cynodontia) en el Triásico de Ischigualasto, Argentina. Consideraciones sobre su asignación familiar. *Acta geol. lilloana*, Tucumán, **8** : 157-169.

— 1966*c*. — Sobre nuevos terápsidos triásicos hallados en el centro de la provincia de Mendoza, Argentina. *Acta geol. lilloana*, Tucumán, **8** : 91-100.

— 1969*a*. — *Cynognathus minor* n. sp. (Therapsida-Cynodontia), Nueva evidencia de la vinculación Faunística Afro-Sudamericana a principios del Triásico. *In* : Gondwana stratigraphy. IUGS Symposium, Buenos Aires 1-15 October 1967. Unesco, Paris : 273-281.

— 1969*b*. — Dos Nuevas Faunas de Reptiles Triásicos de Argentina. *In* : Gondwana stratigraphy. IUGS Symposium, Buenos Aires 1-15 October 1967. Unesco, Paris : 283-306.

— 1970. — Annotated list of the South American Triassic Tetrapods. *In* : Second Gondwana Symposium, South Africa 1970. Proceedings and papers. C.S.I.R., Pretoria : 665-682.

— 1972. — *Cromptodon mamiferoides* gen. et sp. nov., Galesauridae de la Formación Río Mendoza, Mendoza, Argentina. (Therapsida-Cynodontia). *Ameghiniana*, Buenos Aires, **9** (4) : 343-353.

— 1978. — El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrápodos. *Op. lilloana*, Tucumán, **26** : 1-596.

— 1980. — El primer ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de América del Sur, *Chaliminia musteloides*, del Triásico superior de La Rioja, Republica Argentina. *In* : Actas II Congreso de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires 1978, I (1980) : 123-133.

BONAPARTE, J. F., et M. C. BARBERENA, 1975. — A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). *J. Paleontol.*, U.S.A., **49** (5) : 931-936.

BRADU, D., et F. E. GRINE, 1979. — Multivariate analysis of diademodontine crania from South Africa and Zambia. *S. Afr. J. Sci.*, Johannesburg, **75** : 441-448.

BRINK, A. S., 1951. — Studies of Karroo Reptiles. I. Some Small Cynodonts. *S. Afr. J. Sci.*, Johannesburg, **47** (12) : 338-342.

— 1955. — A study on the skeleton of *Diademodon*. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **3** : 3-39.

— 1961. — A new type of primitive Cynodont. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **7** (1960) : 119-154.

— 1963. — Two cynodonts from the Ntawere Formation in the Luangwa valley of Northern Rhodesia. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **8** , 77-96.

— 1965*a*. — A new gomphodont cynodont from the *Cynognathus*-zone of South Africa. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **9** : 97-105.

— 1965*b*. — On two new specimens of *Lystrosaurus*-zone cynodonts. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **9** : 107-122.

— 1979. — Genera and species of the Diademodontinae. *Bull. geol. Surv. S. Afr.*, Pretoria, (65) : 1-50.

BRINK, A. S., et J. W. KITCHING, 1951*a*. — Studies of Karroo Reptiles. II. On *Leavachia*, a Procynosuchid Cynodont from the Middle *Cistecephalus* Zone. *S. Afr. J. Sci.*, Johannesburg, **47** (12) : 342-347.

BRINK, A. S., et J. W. KITCHING, 1951*b*. — Some Theriodonts in the Collection of the Bernard Price Institute. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, ser. 12, N° 48 (CXIII) : 1218-1236.

BROILI, F., et J. SCHRÖDER, 1935*a*. — Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. IX. Über den Schädel von *Gomphognathus* Seeley. *Sitz. ber. bayer. Akad. Wiss.*, München, math.-naturwiss. Abt., 1935 : 115-182.

BROILI, F., et J. SCHRÖDER, 1935*b*. — Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. XI. Über den Schädel von *Cynidiognathus* Haughton. *Sitz. ber. bayer. Akad. Wiss.*, München, math.-naturwiss. Abt., 1935 : 199-222.

BROILI, F., et J. SCHRÖDER, 1936. — Beobachtungen and Wirbeltieren der Karrooformation. XXII. Ein neuer Galesauride aus der *Cynognathus*-Zone. *Sitz. ber. bayer. Akad. Wiss.*, München, math.-naturwiss. Abt., 1936 : 269-282.

BROOM, R., 1903. — On the lower jaw of a small mammal from the Karroo beds of Aliwal North, South Africa. *Geol. Mag.*, Hertford (G.-B.), **10** : 345.

— 1905. — Preliminary notice of some new fossil reptiles collected by Mr Alfred Brown at Aliwal North, S. Africa. *Rec. Albany Mus.*, Grahamstown, **1** (1903-1906) (4) : 269-275.

— 1911. — On the structure of the skull in cynodont reptiles. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **2** : 893-925.

— 1912*a*. — On some new fossil reptiles from the Permian and Triassic beds of South Africa. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **2** (52) : 859-876.

— 1912*b*. — On a new type of cynodont from the Stormberg. *Ann. S. Afr. Mus.*, London, **7** (1908-1913), **5** (17) : 334-336.

— 1913*a*. — On some New Carnivorous Therapsids. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **32** (art. XXXVII) : 557-561.

— 1913*b*. — On evidence of a mammal-like dental succession in the cynodont reptiles. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **32** (XXVIII) : 465-468.

— 1919. — On the genus *Gomphognathus* and its allies. *Rec. Albany Mus.*, Grahamstown, **3** (1914-1927) (3) : 223-233.

— 1925. — On some carnivorous therapsids. *Rec. Albany Mus.*, Grahamstown, **3** (1914-1927) (4) : 309-326.

— 1929. — On some recent new light on the origin of mammals. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*,Sydney, **54** (V) (225) : 688-694.

— 1931. — Notices of some new genera and species of Karroo fossil reptiles. *Rec. Albany Mus.*, Grahamstown, **4** (1) : 161-166.

— 1932. — The mammal-like reptiles of South Africa. H., F. and G. Witherby, London, 376 p.

— 1936. — On some new genera and species of Karroo fossil reptiles, with notes on some others. *Ann. Transv. Mus.*, Cambridge, **18** (4) : 349-386.

— 1937. — A further contribution to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. *Proc. zool. Soc. Lond.*, ser. B, **107** : 299-318.

— 1938. — The origin of the cynodonts. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **19** (2) : 279-288.

— 1940*a*. — Some new Karroo reptiles from the Graaff-Reinet District. *Ann. Transv. Mus.*, Cambridge, **20** (2) : 71-87.

— 1940*b*. — On some new genera and species of fossil reptiles from the Karroo beds of Graaff-Reinet. *Ann. Transv. Mus.*, Cambridge, **20** (2) : 157-192.

— 1942. — Evidence of a new sub-order of mammal-like reptiles. *Bull. S. Afr. Mus. Assoc.*, **2** : 386.

— 1948. — A contribution to our knowledge of the vertebrates of the Karroo beds of South Africa. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **61** (pt. 2) (21) : 577-629.

— 1949. — New fossil reptile genera from the Bernard Price collection. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **21** (2) : 187-194.

— 1950. — Some fossil reptiles from the Karroo beds of Lady Frere. *S. Afr. J. Sci.*, Johannesburg, **47** (3) : 86-88.

BROOM, R., et J. T. ROBINSON, 1948*a*. — On some new types of small carnivorous mammal-like reptiles. *Spec. Publ. R. Soc. S. Afr.*, Robert Broom commemorative volume, Cape Town : 29-44.

BROOM, R., et J. T. ROBINSON, 1948*b*. — Some new fossil reptiles from the Karroo beds of South Africa. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **118** : 392-407.

BUTLER, P. M., 1939. — The Post-Canine Teeth of *Tritylodon longaevus* Owen. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, (II), **4** : 514-520.

CABRERA, A., 1943. — El primer hallazgo de terápsidos en la Argentina. *Notas Mus. La Plata, Paleontol.*, **8** (55) : 317-331.

CHARLESWORTH, E., 1855. — (Sans titre). *Rep. Br. Ass. Advanc. Sci.*, London, (1854), Abstracts, p. 80.

CHATTERJEE, S., 1982. — A new cynodont reptile from the Triassic of India. *J. Paleontol.*, U.S.A., **56** (1) : 203-214.

— 1983. — An Ictidosaur Fossil from North America. *Science*, Washington, **220** (4602) : 1151-1153.

CHOW MINCHEN, 1962. — A Tritylodont Specimen from Lufeng, Yunnan. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **6** (4) : 365-367.

CHOW MIN-CHEN, et HU CHENG-CHIH, 1959. — A New Tritylodontid from Lufeng, Yunnan. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **3** (1) : 9-12.

CLARK, J. M., et J. A. HOPSON, 1985. — Distinctive mammal-like reptile from Mexico and its bearing on the phylogeny of the Tritylodontidae. *Nature*, London, **315** : 398-400.

COPE, E. D., 1884. — The Tertiary Marsupialia. *Am. Nat.*, Salem (Mass.), **18** : 686-697.

CLEMENS, W. A., 1980. — Rhaeto-Liassic Mammals from Switzerland and West Germany. *Zitteliana*, München, **5** : 51-92.

CROMPTON, A. W., 1955. — On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **125** : 617-669.

— 1958. — The cranial morphology of a new genus and species of ictidosauran. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **130** (2) : 183-216.

— 1972*a*. — The evolution of the jaw articulation of cynodonts. *In* : JOYSEY (K. A), KEMP (T. S.), ed., Studies in Vertebrate Evolution. Oliver and Boyd, Edinburgh : 231-251.

— 1972*b*. — Postcanine occlusion in Cynodonts and Tritylodontids. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., London, **21**(2) : 27-71.

CROMPTON, A. W., et F. ELLENBERGER, 1957. — On a new cynodont from the Molteno Beds and the origin of the tritylodontids. *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **44** (1) : 1-13.

CROMPTON, A. W., et W. L. HYLANDER, 1986. — Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation. *In* : HOTTON (N.), MACLEAN (P. D.), ROTH (J. J.), ROTH (E. D.), The ecology and biology of mammal-like reptiles. Smithsonian Institution Press, Washington : 263-282.

CROMPTON, A. W., et F. A. JENKINS, 1979. — Origin of mammals. *In* : LILLEGRAVEN (J. A.), KIELAN-JAWOROWSKA (Z.), CLEMENS (W. A.) (ed), Mesozoic Mammals. The First Two Thirds of Mammalian History. University of California, Berkeley : 79-73.

CROMPTON, A. W., et SUN AI-LIN, 1985. — Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. *J. linn. Soc. Lond.*, Zool., **85** : 99-119.

CUI GUIHAI, 1976. — *Yunnania*, a New Tritylodont Genus from Lufeng, Yunnan. *Vertebrat. palasiat.*, Beijing, **14** (2) : 85-90.

— 1981. — A new genus of Tritylodontoidea. *Vertebrat. palasiat.*, Beijing, **19** (1) : 5-10.

DEVILLERS, Ch., 1961. — Ictidosauria. *In* : PIVETEAU (J.), Traité de Paléontologie. Masson, Paris, **6** (1) : 192-223.

EMMONS, E., 1857. — American geology. Albany, New York, **6** : 152 p.

FOURIE, S., 1962. — Notes on a New Tritylodontid from the Cave Sandstone of South Africa. *Navors nas. Mus.*, Bloemfontein, **2** (1) : 7-19.

— 1974. — The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **65** (10) : 337-400.

FRAAS, O. F. VON, 1866. — Vor der Sündflut. Stuttgart, 512 p.

GARDINER, B., 1982. — Tetrapod classification. *J. linn. Soc. Lond.*, Zool, **74** : 207-232.

GAUTHIER, J., A. G. KLUGE et T. ROWE, 1988. — The early evolution of Amniota. *In* : BENTON (M.), ed., The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Vol. 1 : Amphibians, Reptiles and Birds. Systematics Association, Special Volume N° 35A, Clarendon Press, Oxford : 103-155.

GILL, T. N., 1872. — Arrangement of the Families of mammals, with analytical tables. *Smithson. misc. Collect.*, Washington, (230) : 1-98.

GINSBURG, L., 1961. — Un nouveau Tritylodonte du Trias supérieur du Basutoland (Afrique du Sud). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **252** : 3853-3854.

GOW, C. E., 1980. — The dentitions of the Tritheledontidae (Therapsida : Cynodontia). *Proc. R. Soc., Lond.*, B, **208** : 461-481.

GRINE, F. E., B. D. HAHN et C. E. GOW, 1978. — Aspects of Relative Growth and Variability in *Diademodon* (Reptilia : Therapsida). *S. Afr. J. Sci.*, Johannesburg, **74** : 50-58.

HAHN, G., J.-C. LEPAGE et G. WOUTERS, 1984. — Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Medernach, Grossherzogtum Luxemburg. *Bull. Soc. belge Géol.*, Bruxelles, **93** (4) : 357-373.

HAHN, G., J.-C. LEPAGE et G. WOUTERS, 1988. — Traversodontiden-Zähne (Cynodontia) aus der Ober-Trias von Gaume (Süd-Belgien). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, Bruxelles, Sciences de la Terre, **58** : 77-186.

HAHN, G., R. WILD et G. WOUTERS, 1987. — Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Gaume (S. Belgien). *Mém. Expl. Cartes géol. min. Belg.*, Bruxelles, **24** : 1-33.

HAUGHTON, S. H., 1918. — Investigations in South African Fossil Reptiles and Amphibia. 11. Some New Carnivorous Therapsida, with Notes upon the Brain-Case in Certain Species. *Ann. S. Afr. Mus.*, Edinburgh, **12** (1913-1924), (6) (1918) : 175-216.

— 1922. — On some Upper Beaufort Therapsida. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, Cape Town, **10** (4) : 299-307.

— 1924*a*. — On Cynodontia from the Middle Beaufort beds of Harrismith, Orange Free State. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **11** (1) : 74-92.

— 1924*b*. — A bibliographic list of Pre-Stormberg Karroo Reptilia, with a table of horizons. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, Cape Town, **12** : 51-104.

— 1924*c*. — The Fauna and Stratigraphy of the Stormberg Series. *Ann. S. Afr. Mus.*, Edinburgh, **12** (1913-1924), part. 8 (1924) : 323-497.

HAUGHTON, S. H., et A. S. BRINK, 1954. — A bibliographical list of Reptilia from the Karroo beds of Africa. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **2** : 1-187.

HE XINLU et CAI KAGI, 1984. — [Un Tritylodontidé de Ta Shan Pu, Zhigun, Sechuan]. [Université géologique de Chan Du, vol. 2. Mémoire spécial sur les Dinosaures de Ta Shan Pu, Zhigun, Province du Sechuan] : 33-45 (en chinois).

HENNIG, E., 1922. — Die Säugerzähne des württembergischen Rhät-Lias-Bonebeds. *Neues Jb. Miner. Geol. Paläontol.*, Stuttgart, **46** : 181-267.

HOPSON, J. A., 1964. — The braincase of the advanced mammal-like reptile *Bienotherium*. *Postilla*, New Haven (U.S.A.), (87) : 1-30.

— 1984. — Late Triassic traversodont cynodonts from Nova Scotia and southern Africa. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **25** : 181-201.

HOPSON, J. A., et H. R. BARGHUSEN, 1986. — An analysis of therapsid relationships. *In* : HOTTON (N.), MACLEAN (P. D.), ROTH (J. J.), ROTH (E. C.), The ecology and biology of mammal-like reptiles. Smithsonian Institution Press, Washington : 83-106.

HOPSON, J. A., et J. W. KITCHING, 1972. — A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida). *Palaeontol. Afr.*, Johannesburg, **14** : 71-85.

HOPSON, J. A., et W. E. REIF, 1981. — The status of *Archaeodon reuningi* von Huene, a supposed late Triassic mammal from southern Africa. *Neues Jb. Geol. Paläontol.*, Stuttgart, 1981 : 307-310.

HUENE, E. VON, 1933. — Zur Kenntnis des Württembergischen Rätbonebeds mit Zahnfunden neuer Säuger und säugerähnlicher Reptilien. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, Stuttgart, **89** : 65-128.

HUENE, F. VON, 1928. — Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens. *Centralbl. Min. Geol. Paläontol.*, Stuttgart, 1928, Abt. B : 251-270.

— 1942. — Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. C. M. Beck, München, 1935-1942, 332 p.

— 1948. — Gleiche Cynodontia in der Obertrias Nordargentinens und Südbrasiliens. *Neues Jb. Miner.Mh.* (1945-1948), Abt. B (9) : 378-382.

— 1950. — Die Theriodontier des ostafrikanischen Ruhuhugebietes in der Tübinger Sammlung. *Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh.*, Stuttgart, **92** (1) : 47-136.

— 1956. — Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Gustav Fischer Verlag, Iena, 716 p.

KEMP, T. S., 1979. — The primitive cynodont *Procynosuchus* : functional anatomy of the skull and relationships. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, **285** (1005) : 73-122.

— 1980. — Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *J. Zool.*, London, **191** (2) : 193-239.

— 1982. — Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals. Academic Press, London. 363 p.

— 1983. — The relationships of mammals. *J. linn. Soc. Lond.*, Zool., **77** (4) : 353-384.

— 1988. — Interrelationships of the Synapsida. *In* : BENTON (M.), ed., The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Vol. 2. Mammals. Systematic Association, Special Volume N° 35B, Clarendon Press, Oxford : 1-20.

KERMACK, D. M., 1982. — A new tritylodontid from the Kayenta formation of Arizona. *J. Linn. Soc. Lond.*, Zool., **76** : 1-17.

KERMACK, D. M., F. MUSSETT et H. W. RIGNEY, 1981. — The skull of *Morganucodon*. *J. Linn. Soc. Lond.*, Zool., **71** : 1-158.

KEYSER, A. W., 1973. — A new Triassic vertebrate fauna from South West Africa. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **16** : 1-15.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z., A. W. CROMPTON et F. A. JENKINS, 1987. — The origin of egg-laying mammals. *Nature*, London, **326** : 871-873.

KITCHING, J. W., 1977. — The distribution of the Karroo vertebrate fauna. *Mem. Bernard Price Inst. Palaeontol. Res.*, Johannesburg, (1) : 1-131.

KÜHNE, W. G., 1956. — The Liassic therapsid *Oligokyphus*. British Museum (Natural History), London, 149 p.

LEHMAN, J. P., 1961*a*. — Cynodontes. *In* : PIVETEAU (J.), Traité de Paléontologie. Masson, Paris, **6** (1) : 140-191.

— 1961*b*. — Bauriamorphes. *In* : PIVETEAU (J.), Traité de Paléontologie. Masson, Paris, **6** (1) : 246-270.

LEWIS, G. E., 1986. — *Nearctylodon broomi*, the first Nearctic tritylodont. *In* : HOTTON (N.), MACLEAN (P. D.), ROTH (J. J.), ROTH (E. D.), The ecology and biology of mammal-like reptiles. Smithsonian Institution Press, Washington : 295-303.

LØVTRUP, S., 1985. — On the classification of the taxon Tetrapoda. *Syst. Zool.*, **34** : 463-470.

LUCAS, S. G., et W. OAKES, 1988. — A Late Triassic cynodont from the American south-west. *Palaeontology*, London, **31** (2) : 445-449.

LYDEKKER, R., 1887. — Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum. British Museum (Natural History), London, (5) : 345 p.

— 1890. — Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. London, British Museum (Natural History), (4) : 295 p.

MENDREZ, C. H., 1972. — Révision du genre *Protocynodon* Broom, 1949 et discussion de sa position taxonomique. *Palaeontol. afr.*, Johannesburg, **14** : 19-50.

OLSON, E. C., 1938. — The occipital, otic, basicranial and pterygoid regions of the Gorgonopsia. *J. Morphol.*, Philadelphia, **62** : 141-175.

OSBORN, H. F., 1886. — A new mammal from the American Triassic. *Science*, New York, **8** : 540.

OWEN, R., 1860. — On some reptilian fossils from South Africa. *Q. J. geol. Soc. Lond.*, **16** (1859) : 49-63.

— 1876. — Description of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum. Taylor and Francis, London : i-xii + 1-88.

— 1884. — On the skull and dentition of a Triassic mammal (*Tritylodon longaevus*) from South Africa. *Q. J. geol. Soc. Lond.*, **40** : 146-152.

PALMER, T. S., 1903. — Some new generic names of mammals. *Science*, New York, **17** : 873.

PARRINGTON, F. R., 1936. — On the Tooth-replacement in Theriodont Reptiles. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, **226** (532) : 121-142.

— 1946. — On the cranial anatomy of cynodonts. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **116** (2) : 181-197.

PLIENINGER, W. H. T. VON, 1847. — Zähne aus der oberen Grenzbreccie des Keupers bei Degerloch und Steinenbronn. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, Stuttgart, 1847 : 164-167.

ROMER, A. S., 1967. — The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. *Breviora*, Cambridge (Mass.), (264) : 1-25.

— 1969*a*. — The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontid cynodont, *Probelesodon lewisi* — Cynodont ancestry. *Breviora*, Cambridge (Mass.), (333) : 1-24.

— 1969*b* — The brazilian Triassic cynodont reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora*, Cambridge (Mass.), (332) : 1-16.

— 1970. — The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora*, Cambridge (Mass.), (344) : 1-18.

— 1972. — The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XVII. The Chañares Gomphodonts. *Breviora*, Cambridge (Mass.), (396) : 1-9.

— 1973. — The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XVIII. *Probelesodon minor*, a New Species of Carnivorous Cynodont ; Family Probainognathidae Nov. *Breviora*, Cambridge (Mass.), (401) : 1-4.

ROWE, T., 1988. — Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *J. Vertebr. Paleontol.*, U.S.A., **8** (3) : 241-264.

SCHMIDT, K. P., 1927. — New reptilian generic names. *Copeia*, New York, **163** : 58-59.

SEELEY, H. G., 1895*a*. — Researches on the Structure, Organization and Classification of the Fossil Reptilia. Part. IX, Section 1. On the Therosuchia. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, **185** (1894), (XXI) : 987-1018.

— 1895*b*. — Researches on the Structure, Organization and Classification of the Fossil Reptilia. Part. IX, Section 3. On *Diademodon*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, **185** (1894), (XXIII) : 1029-1041.

— 1895*c*. — Researches on the Structure, Organization and Classification of the Fossil Reptilia. Part. IX, Section 4. On the Gomphodontia. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, **186** (1) : 1-57.

— 1895*d*. — Researches on the Structure, Organization and Classification of the Fossil Reptilia. Part. IX, Section 5. On the Skeleton in New Cynodontia from the Karroo Rocks. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, **186** (II) : 59-148.

— 1908*a*. — On the Dentition of the Diastema in some Fossil Reptiles referred to the Gomphodontia, from the Upper Karroo Rocks of Cape Colony. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, ser. 8, **2** (10), (XLV) : 376-382.

— 1908*b*. — Additional evidence as to the dentition and structure of the skull in the South African fossil reptile genus *Diademodon*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **2** : 611-617.

SIMPSON, G. G., 1928. — A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. British Museum (Natural History), London, 215 p.

SUES, H. D., 1985*a*. — The relationships of the Tritylodontidae (Synapsida). *J. Linn. Soc. Lond.*, Zool., **85** : 205-217.

— 1985*b*. — First record of the tritylodontid *Oligokyphus* (Synapsida) from the Lower Jurassic of western North America. *J. Vertebr. Paleontol.*, U.S.A., **5** (4) : 328-335.

— 1986. — *Dinnebitodon amarali*, a new tritylodontid (Synapsida) from the Lower Jurassic of Western North America. *J. Paleontol.*, U.S.A., **60** (3) : 758-762.

SUES, H. D., et J. A. BOY, 1988. — A procynosuchid cynodont from central Europe. *Nature*, London, **331** (6156) : 523-524.

SUN AILING, 1986. — New material of *Bienotheroides* (tritylodont reptile) from Shaximiao Formation of Sichuan. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **24** (3) : 165-170.

— 1988. — Additional study on *Sinognathus gracilis* (Cynodontia; Reptilia). *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **26** (3) : 173-180.

SUN AILING et CUI GUIHAI, 1987. — Otic region in tritylodont *Yunnanodon*. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **25** (1) : 1-7.

TATARINOV, L. P., 1968*a*. — Morphology and systematics of the Northern Dvina cynodonts (Reptilia, Therapsida, Upper Permian). *Postilla*, New Haven (Conn.) (126) : 1-51.

— 1968*b*. — Novye teriodonty iz verkhnej permi SSSR, *In* : Verkhnepaleozoijskie i mezozojskie zemnovodnye i presmykajuščiesja SSSR. Moskva, Nauka : 32-46.

— 1973. — Cinodonty gondvanskogo oblika v srednem triase SSSR. *Paleontol. Ž.*, Moskva, (2) : 83-89.

— 1974. — Teriodonty SSSR. *Trudy paleontol. Inst.*, Moskva, **143** : 1-252.

— 1977. — Novyj teriodont iz nižnego triasa Orenburgskoj oblasti. *Paleontol. Ž.*, Moskva, (4) : 86-91.

— 1987. — Novyj primitivnyj cinodont iz verkhnej permi Južnogo Priural'ja. *Paleontol. Ž.*, Moskva, (3) : 110-114.

TEIXEIRA, A. M. S., 1982. — Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Comun. Mus. Ci. PUCRGS*, Porto Alegre, (24) : 1-31.

TURNER, B. R., 1972. — Revision of the stratigraphic position of cynodonts from the upper part of the Karroo (Gondwana) System in Lesotho. *Geol. Mag.*, G.-B., **109** (4) : 349-360.

VAN HEERDEN, J., 1972. — Intraspecific variations and growth changes in the cynodont reptile *Thrinaxodon liorhinus* Seeley, 1894. *Navors. nas. Mus.*, Bloemfontein, **2** (10) : 307-347.

— 1976. — The cranial anatomy of *Nanictosaurus rubidgei* Broom and the classification of the Cynodontia (Reptilia : Therapsida). *Navors. nas. Mus.*, Bleomfontein, **3** (7) : 141-164.

VAN HOEPEN, 1916. — Preliminary notice of new reptiles of the Karroo Formation. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **5** (3) suppl. n° 2 : 1-2.

— 1917. — Note on *Myriodon* and *Platyceranium*. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **5** (4) : 217.

V'JUŠKOV, B. P., 1964*a*. — Cinodonty. *In* : JU. A. ORLOV, Osnovy paleontologii. Zemnovodnye, presmykajuščiesja i pticy. Nauka, Moskva : 268-273.

— 1964*b*. — Bauriamorfy. *In* : JU. A. ORLOV, Osnovy paleontologii. Zemnovodnye, presmykajuščiesja i pticy. Nauka, Moskva : 280-285.

WALDMAN, M., et R. J. G. SAVAGE, 1972. — The first Jurassic mammal from Scotland. *J. geol. Soc., Lond.,* **128** (2) : 119-125.

WATSON, D. M. S., 1913. — On a new Cynodont from the Stormberg. *Geol. Mag.*, London, N.S., decade V, **10** (IV) : 145-148.

— 1917. — A sketch classification of the pre-Jurassic tetrapod vertebrates. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1917 : 167-186.

— 1920. — On the Cynodontia. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, ser. 9, **6** : 506-524.

— 1942. — On Permian and Triassic tetrapods. *Geol. Mag.*. London, **79** : 81-116.

WATSON, D. M. S., et A. S. ROMER, 1956. — A classification of Therapsid Reptiles. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, Cambridge (U.S.A.). **114** (2) : 37-89.

WOODWARD, A. S., 1932. — Zittel's textbook of palaeontology. Macmillan, London, **2** (1) : 464 p.

YOUNG CHUNG-CHIEN, 1940. — Preliminary notes on the mesozoic mammals of Lufeng, Yunnan. *Bull. geol. Soc. China,* **20** (2) : 93-111.

— 1947. — Mammal-like Reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proc. zool. Soc. Lond.,* **117** : 537-597.

— 1959. — Note on the first cynodont from the Sinokannemeyeria faunas in Shansi, China. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **3** (3) : 124-131.

— 1974. — New materials of Therapsida from Lufeng, Yunnan. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **12** (2) : 111-116.

— 1982. — Selected works of Yang Zhongjian (Young Chung Chien). Science Press, Beijing.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **13**, 1991,
section C, nos 1-2 : 107-113.

Sur l'origine égyptienne du chat domestique

par Léonard GINSBURG, Georgette DELIBRIAS, Anne MINAUT-GOUT,
Hélène VALLADAS et Alain ZIVIE

Résumé. — Deux populations de chats momifiés de l'Ancienne Égypte ont été étudiées, l'une provenant de la falaise du Bubasteion à Saqqarah, l'autre de Balat dans l'oasis de Dakhleh en Haute-Égypte. Toutes les deux datent de la Basse Époque. Des moyennes d'indice crânien ont été établies. Elles se situent entre celle du chat domestique et celle du chat du désert libyque *Felis libyca* qui apparaît comme l'ancêtre de cette lignée. Le chat orné, *Felis ornata*, dont l'indice est beaucoup plus proche du chat domestique actuel, est à écarter de la lignée de ses ancêtres.

Abstract. — This study is based on two populations of Ancient Egyptian mummified cats. One of them is from a grave of the Bubasteion cliff of Saqqarah, and the other one is from Balat, in the Dakhleh oasis in Upper Egypt. Both are dated of the Later Epoch. Their average cranial index fits between that of the Recent domestic cat, *F. catus*, and that on the Lybian desert wild cat, *F. lybica*, which appears to be the ancestor of this lineage. The Turkestan steppe cat, *F. ornata*, the cranial index of which is closer to that of *F. catus* than that of other species, cannot be the ancestor of the Egyptian domestic cat.

L. GINSBURG, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
G. DELIBRIAS et H. VALLADAS, *Centre des Faibles radioactivités, Laboratoire mixte CNRS-CEA, avenue de la Terrasse, BP 1, 91190 Gif-sur-Yvette*
A. MINAUT-GOUT, *Institut Français d'Archéologie Orientale, 37, rue Chek Ali Ussef, C.P. 11562, Le Caire, Égypte.*
A. ZIVIE, *3, rue Saint-Senoch, 75017 Paris.*

Il est admis par tous les spécialistes (ZEUNER, 1963 ; SCHAUENBERG, 1972 ; PETTER, 1973) que notre chat domestique, *Felis catus*, est originaire d'Égypte d'où il aurait été importé en Europe à l'époque gréco-romaine. La présence de chats domestiqués est attestée en Égypte par Hérodote qui visita ce pays à la fin du VIe siècle avant Jésus-Christ, et par de nombreuses fresques qui ornent les tombes thébaines privées du Nouvel Empire. Parmi celles-ci nous en citerons deux très significatives. Dans la tombe du scribe Nakht, qui date du règne de Thoutmosis IV, aux alentours de 1425 avant J.-C., une admirable fresque montre une scène de banquet. Des offrandes sont déposées devant le couple Nakht et son épouse Tawy. Sous le siège de celle-ci un chat tigré mange un poisson. Il ne paraît pas douteux qu'il s'agisse d'un animal familier, nourri par ses maîtres. Une autre tombe est celle de May, qui comme la précédente date de la XVIIIe dynastie. Un chat tigré se trouve au même emplacement sous le siège de la dame noble, mais ici il est attaché à un pied du siège par une laisse reliée au collier qu'il porte au cou. Il a l'air en colère, tourne la tête, ouvre la gueule comme pour miauler de rage ou cracher et de sa patte gauche tente d'arracher la laisse. Plus haut dans le temps, une désignation nominale sous-entend la domestication du chat : au début de la XIe dynastie, vers

2100 ans avant J.-C., la mère d'un fonctionnaire de Mentouhotep I est dénommée « la chatte » (POSENER *et al.*, 1959).

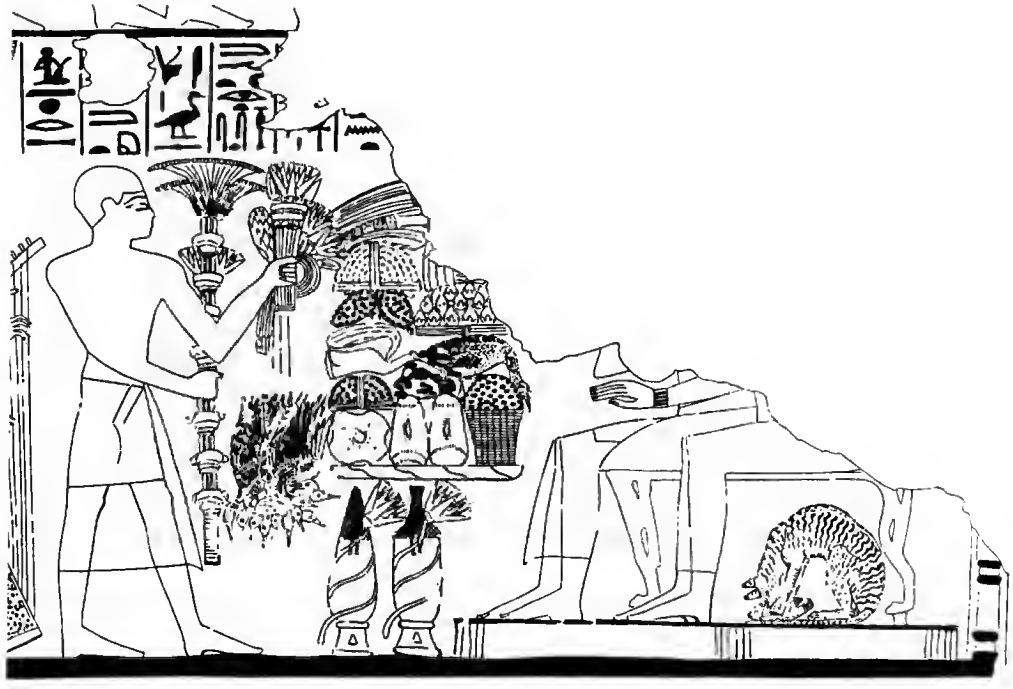


FIG. 1. — Tombe de Nakht (Vallée des Nobles, Thèbes). Serviteur présentant des offrandes à Nakht et à Tawy (brisés) et chat mangeant un poisson (d'après Nina DAVIES).

L'HYPOTHÈSE DE SCHAUENBERG

L'opinion traditionnelle est que le chat a été domestiqué en Égypte sur place, à partir de souches locales sauvages. SCHAUENBERG (1972) a contredit cette hypothèse en montrant que l'indice crânien (ic = Longueur du crâne/volume de la cavité encéphalique) du chat domestique actuel était plus proche de celui du chat orné (*Felis ornata*) d'Iran, d'Afghanistan et du Pakistan que celui du chat sauvage du désert libyque (*Felis libyca*). Selon lui, le chat serait arrivé d'Iran en Égypte déjà domestiqué ou en voie de domestication. En faveur de cette hypothèse, se trouve le fait que le *Felis ornata* se laisse très facilement approcher par l'homme, et apprivoiser très rapidement (PETTER, comm. pers.), ce qui montrerait une capacité naturelle à la domestication. D'autre part des restes de chats ont été retrouvés dans des habitats humains hors d'Égypte à des périodes anciennes. Une portion de crâne et un humérus découverts à Harappa, une ville de civilisation de Mohenjo-Daro dans la vallée de l'Indus (Pakistan) ont été décrits par PRASHAD (1936) sous la désignation de *Felis ocreata* race *domestica* (= *Felis catus*). Le site est daté aux alentours de 2000 ans avant J.-C.

D'autre part, les fouilles opérées dans le Tell de Jéricho (Israël), un site pré-poterie estimé à environ 6700 ans avant J.-C., ont livré une carnassière inférieure (M_1) et un humérus de chat. La taille de l'humérus correspond à un animal de grande taille et ZEUNER (1958) qui l'a étudié l'estime trop grand pour avoir appartenu à un animal domestique et le considère comme appartenant à un « visiteur sauvage ». La molaire par contre est plus petite et appartient à un chat qui pour PETTER (*op. cit.*) pourrait peut-être avoir été domestiqué.

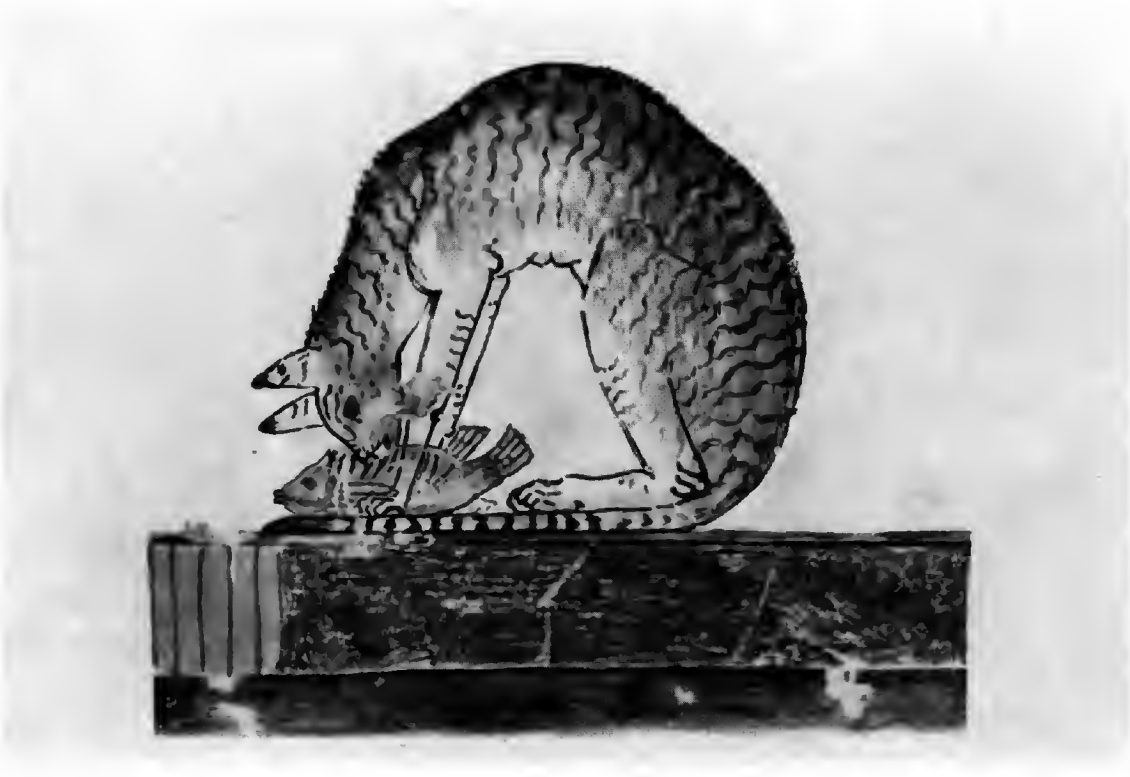


FIG. 2. — Tombe de Nakht. Détail : chat mangeant un poisson.

LES DONNÉES NOUVELLES

L'étude de deux populations de chats provenant des tombes de l'Ancienne Égypte amène à revoir ce problème.

1 — A Saqqarah, parmi les tombes creusées dans la falaise du Bubasteion, A. ZIVIE (1982), dès ses premières fouilles dans la tombe du vizir Aper-El, a découvert dans une des chambres hautes près de 200 momies de chats. L'étude au C^{14} sur des restes osseux au

laboratoire des Faibles Radioactivités de Gif-sur-Yvette, a donné un âge de 2290 ± 80 ans BP qui, recalibré avec les données de la dendrochronologie (programme de PAZDUR *et al.*, 1988, utilisant les données de STUIVER et PEARSON, 1986) donne un âge de 730 à 160 ans BC Cal (avec 95 % de confiance). Sur 34 chats déjà étudiés, 27 avaient le crâne assez bien conservé pour que l'indice crânien puisse être calculé.

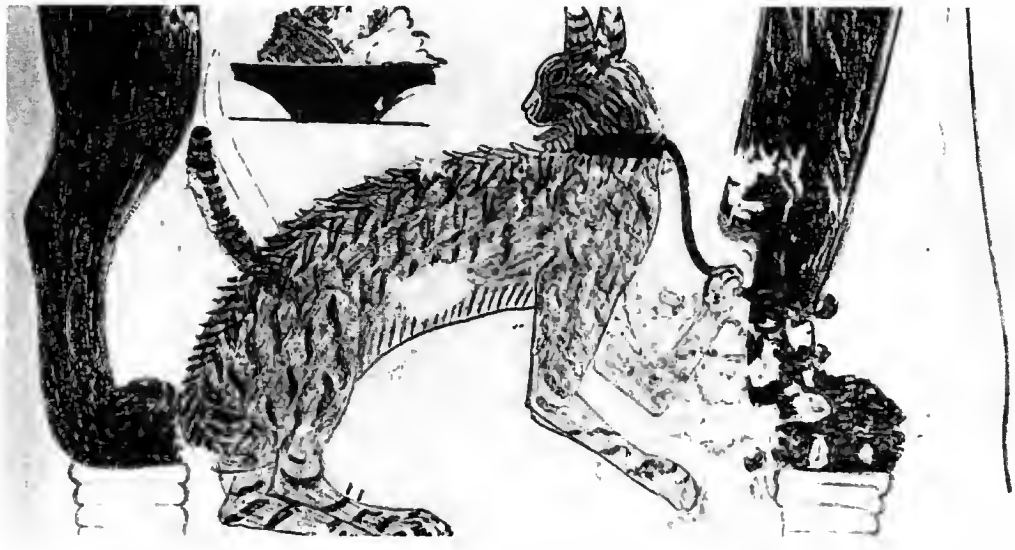


FIG. 3. — Tombe de May (Vallée des Nobles, Thèbes). Chat attaché à un pied de siège (d'après Nina DAVIES).

2 — A Balat, dans l'oasis de Dakhleh (Haute-Égypte), une tombe de très petite taille faisant partie du cimetière nord attenant au Mastaba II qui date de la fin de l'Ancien Empire, a livré à A. MINAUT-GOUT (1983) les restes de 23 chats. Quelques restes de tissus épars ou collés sur des crânes indiquent que ces animaux ont été momifiés. La datation établie au Tandétron sur des fragments de tissu, a donné un âge de 2270 ± 90 ans BP, résultat qui, une fois recalibré avec les données de la dendrochronologie, donne un âge de 723-117 ans BC Cal (avec 95 % de confiance). Sur 23 chats, 8 seulement avaient le crâne assez bien conservé pour que l'indice crânien puisse être établi.

Les résultats apparaissent sur le graphique ci-contre (fig. 4). On remarquera d'abord que :

1 — Bien que trouvés dans un cimetière de l'Ancien-Empire, les chats de Balat datent de la Basse Époque. Les âges donnés au C^{14}, ainsi que les intervalles de temps obtenus après recalibration sont quasi identiques à ceux des chats de Saqqarah. L'époque romaine est éliminée et nos deux populations de chats datent d'une période englobant la période saïte, la période perse et la période ptolémaïque.

2 — Les indices crâniens semblent indiquer une légère différence d'âge entre nos deux populations de chats. Si ces différences ont une valeur, la population de Balat serait légèrement

plus ancienne, saïte ou perse, tandis que celle de Saqqarah serait ptolémaïque. Mais cette interprétation demande à être confirmée.

3 — Les valeurs des indices de la population de Saqqarah sont beaucoup plus étalées que celles de toutes les autres populations de chats étudiées par SCHAUENBERG. Cette population ne doit pas être homogène. Or on note un hiatus entre les quatre indices les plus bas (à gauche sur le graphique) et le reste de la population. Ces indices bas sont exactement ceux de la valeur moyenne des *Felis libyca*. Il y a donc parmi les chats momifiés de Saqqarah des chats domestiqués et des chats sauvages. Le chat attaché et en colère de la tombe de May pourrait bien correspondre à un de ces chats sauvages nouvellement apprivoisés.

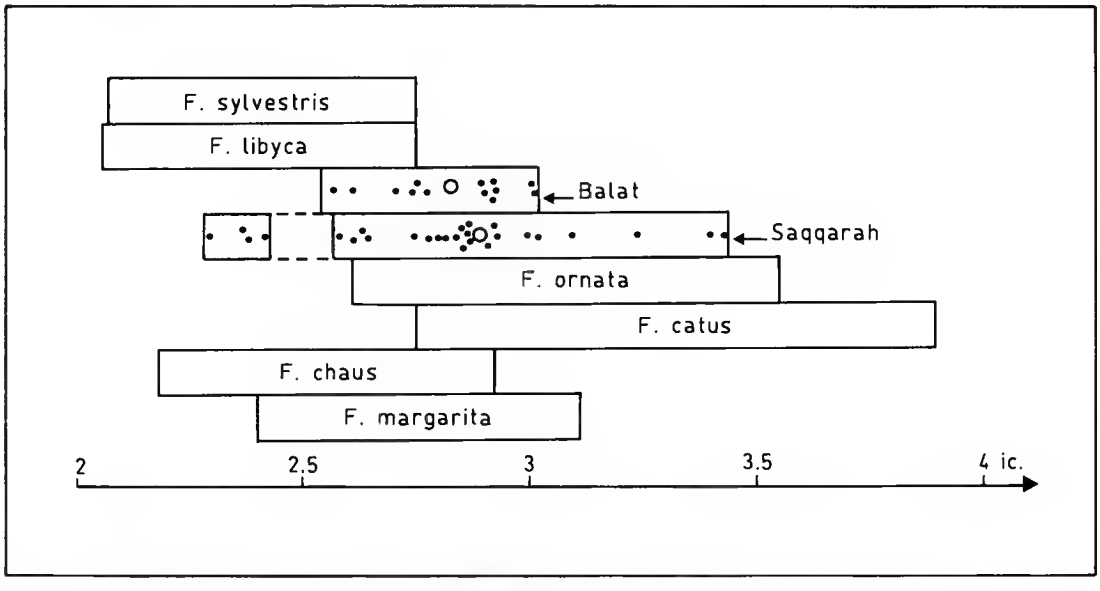


FIG. 4. — Tableau des indices crâniens (ic) de différents chats (d'après SCHAUENBERG, augmenté des populations de Balat et Saqqarah). Points = indice par individu; cercle = moyenne.

Ce fait ne doit pas surprendre. On sait que *Felis libyca* se laisse facilement apprivoiser. On connaît des cas où, poussés sans doute par la faim, des *Felis libyca* s'approchent d'eux-mêmes des habitations humaines et deviennent peu à peu des animaux familiers (DORST, comm. pers.) ou même suivent spontanément et docilement l'homme qui leur a pris leur proie (WILSON, 1981). Et les Zandés du Soudan sont connus pour domestiquer normalement les *Felis libyca* (SÉGUY, 1968).

Le graphique montre aussi que deux chats de Balat et quatre encore de Saqqarah sont assez nettement séparés du reste de la population plus domestiquée par un indice plus faible. Ces chats pourraient être aussi des formes assez récemment apprivoisées, mais depuis plus longtemps que les quatre cas extrêmes de Saqqarah. Nous les avons laissés avec les populations les plus domestiquées car les moyennes calculées dans les deux cas ne montrent qu'un décalage très léger des valeurs moyennes d'indice, sans répercussion sur les conclusions.

Interprétation

Pour corroborer l'hypothèse de Schauenberg, il aurait fallu que les chats de Balat et de Saqqarah aient un indice crânien intermédiaire entre ceux du chat des steppes du Turkestan *Felis ornata*, et ceux du chat domestique actuel. Or c'est le contraire que l'on observe. Bien plus, les indices crâniens des chats de l'Ancienne Égypte sont intermédiaires entre ceux du chat sauvage du désert libyque *Felis libyca* et ceux du chat domestique. La thèse traditionnelle se trouve donc confirmée.

Que penser maintenant des découvertes de Jéricho et de Harappa? Pour Zeuner (1958, 1963), la molaire de Jéricho, par sa faible taille (Longueur M_1 = 7,3 mm) indique un animal assez petit pour être admis par l'homme dans son entourage, mais il se refuse à faire remonter la domestication du chat à une époque aussi ancienne et voit en lui un destructeur de vermine (en particulier de petits rongeurs) accepté par l'homme au même titre que les mangoustes et les furets. Et il pense que l'on peut interpréter le chat d'Harappa dans le même sens. Nous ajouterons que l'on a justement retrouvé aussi, dans les ruines de cette dernière ville, des restes de mangoustes, et en plus grand nombre que ceux de chats (Prashad, *op. cit.*).

Quant au chat des steppes de Turkestan, il nous paraît logiquement pouvoir être issu des chats déjà domestiqués de l'Ancienne Égypte. Son indice crânien est en effet intermédiaire entre ceux des chats momifiés d'Égypte et celui de *F. catus*. Il pourrait être un chat féral ancien. Soulignons enfin que les chats momifiés de Balat et de Saqqarah n'ont pas encore atteint l'indice crânien du chat domestique actuel.

Conclusions

Ainsi, à partir de la deuxième période intermédiaire, les Égyptiens anciens ont domestiqué le chat sauvage du désert libyque, *Felis libyca*. Ils ont même dû tout au long du Nouvel Empire et jusque dans l'époque ptolémaïque admettre près d'eux et apprivoiser des chats sauvages qu'ils ont fait ensuite momifier comme ceux domestiqués depuis longtemps.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Minaut-Gout, A., 1983. Rapport préliminaire sur la quatrième campagne de fouilles du Mastaba II à Balat (Oasis de Dakhleh). Neuf tombes du secteur nord. *Ann. Serv. Antiq. Égypte*, Le Caire, **69** : 113-119.

Pazdur, M. F., et D. J. Michczinska, 1988. — Imporvement of the procedure for probabilistic calibration of radiocarbon dates. *Radiocarbon*, sous presse.

Petter, F., 1973. — Les animaux domestiques et leurs ancêtres. Paris, Bordas poche. 128 p.

Posener, G., S. Sauneron et J. Yoyotte, 1959. — Dictionnaire de la civilisation égyptienne. Paris, Fernand Hazan. 302 p.

Prashad, 1936. — Animal remains from Harappa. *Mem. Arch. Surv. India.*, **51** (125) : 203-208.

SCHAUENBERG, P., 1971. — L'indice crânien des Félidés (note préliminaire). *Rev. suisse Zool.*, Genève, **78** (2) : 317-320.

— 1972. — L'indice crânien des Félidés. Thèse, Nancy. 147 p.

SÉGUY, J. DE, 1968. — L'Univers des animaux. Paris, Grassé. Chats : 124-173.

WILSON, W. J., 1981. — Cats of Pharaons *in* Lions, Leopards and Lynx : 109-115. Books of Zimbabwe, édit. Bulawayo.

ZEUNER, F. E., 1958. — Dog and Cat in the Neolithic of Jericho.*Palest. explor. quaterly*, jan.-jun. 1958 : 52-55.

— 1963. — A history of Domesticated animals. London, Hutchinson edit. 560 p.

ZIVIE, A., 1982. — Tombes rupestres de la falaise du Bubasteion à Saqqarah. Campagne 1980-1981. (Mission archéologique française à Saqqarah). *Ann. Serv. Antiq. Égypte,* **68** : 63-69.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **13**, 1991,
section C, nos 1-2 : 115-133.

Les traces de pas de Tétrapodes dans le Trias détritique du Var et des Alpes-Maritimes (France)

par Georges R. DEMATHIEU et M. DURAND

Résumé. — Les traces de Vertébrés tétrapodes découvertes dans la série détritique de base du Trias de la région Provence-Côte d'Azur, à faciès typiquement continental (Buntsandstein), sont localisées préférentiellement en bordure de paléochenaux ou d'anciennes étendues palustres à lacustres. Cette ichnofaune, d'âge anisien inférieur, est la plus ancienne actuellement connue dans tout le grand bassin mésozoïque du sud-est de la France. Une révision d'ensemble met en évidence sa faible diversité et ses affinités avec les associations classiques du Trias inférieur, puisque seuls les ichnogenres suivants y ont été identifiés : *Capitosauroïdes*, *Rhynchosauroides*, *Chirotherium*, *Isochirotherium*, *Brachychirotherium* et *Synaptichnium*, les trois derniers d'ailleurs avec certaines réserves. Seul *Chirotherium* est représenté par deux ichnoespèces, dont une nouvellement nommée : *Chirotherium mediterraneum*. Une comparaison avec les ichnofaunes de la bordure sud-est du Massif Central permet d'envisager, pour cette trace, une extension stratigraphique couvrant une grande partie de l'Anisien.

Mots-clés. — Trias, Provence, Côte d'Azur, Vertébrés, Traces de pas, Ichnofaune, Ichnoespèce, Stratigraphie, Anisien inférieur.

Abstract. — Tetrapod footprints were discovered since 1949 within the basal non marine siliciclastic succession (Bunter facies) of the Triassic series, which are outcropping in Provence and the Southern French Alps. These trace fossils were preferentially linked with channel bank and lake shore palaeoenvironments. Early Anisian in age, they constitute the oldest ichnofauna as far known from the whole area covered by the large French South eastern Basin during the Mesozoic. A comprehensive review brings out its low diversity and its affinities with the classic assemblages from the Lower Triassic, since the six following genera are only recognized, the last three remaining somewhat questionable : *Capitosauroides*, *Rhynchosauroides*, *Chirotherium*, *Isochirotherium*, *Brachychirotherium* and *Synaptichnium*. *Chirotherium* alone is represented by two ichnospecies, one of which is erected herein : *Chirotherium mediterraneum*. A comparative study of this ichnofauna with those from the south eastern border of the French Central Massive allows to propose, for the new ichnospecies, a stratigraphic range spanning most of the Anisian.

Key words. — Triassic, Provence, Côte d'Azur, Vertebrate footprints, Ichnofauna, Ichnospecies, Stratigraphy, Lower Anisian.

G. R. DEMATHIEU, *Centre de Géodynamique sédimentaire et Évolution géobiologique, URA CNRS 157, Institut des Sciences de la Terre, 6, Bd Gabriel, 21100 Dijon.*
M. DURAND, *Laboratoire de Géologie des ensembles sédimentaires, Université de Nancy I, B.P. 239, 54506 Vandœuvre-lès-Nancy.*

INTRODUCTION

Les traces de pas de Vertébrés sont très inégalement réparties dans les séries détritiques triasiques affleurant de part et d'autre du grand bassin mésozoïque du sud-est de la France.

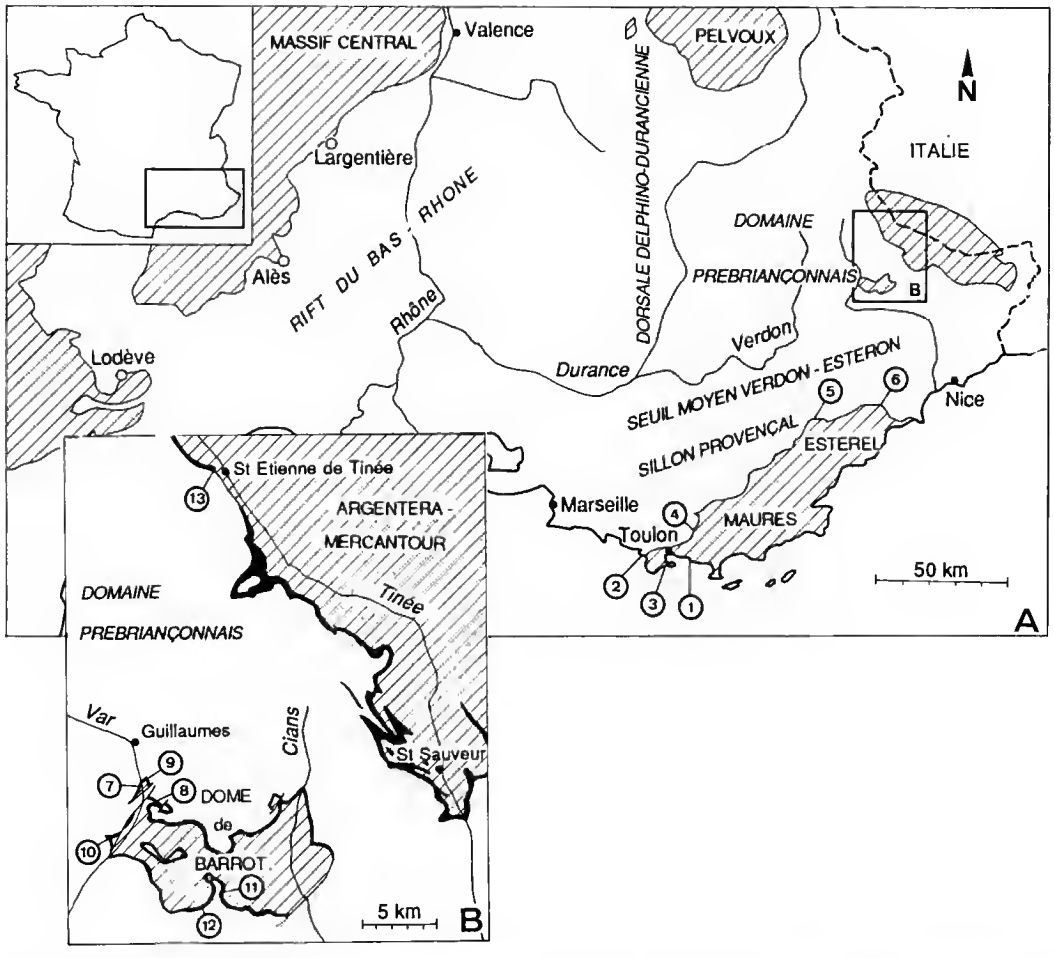


FIG. 1. — Carte des gisements ichnologiques de la région étudiée (les principaux éléments de la paléogéographie anisienne sont désignés en capitales italiques) : **1**, La Garonne; **2**, Sanary; **3**, Fabregas; **4**, Solliès-Ville; **5**, Vallon de Vioune; **6**, Notre-Dame de Valcluse; **7**, Pont des Roberts; **8**, Tirebœuf; **9**, Vallon du Pous; **10**, Pont de Berthéou; **11**, La Méléa (vallon des Mous); **12**, Léouvé (ravin de Figuières).

Sur la bordure occidentale, le long du Massif Central, où les premières observations remontent au milieu du XIXe siècle, les empreintes sont relativement fréquentes et les ichnoespèces bien diversifiées; les principaux gisements (fig. 1) sont ceux de Largentière (COUREL et DEMATHIEU, 1976), des environs d'Alès (Saint-Sébastien d'Aigrefeuille) et de Lodève (DEMATHIEU, 1984*b*).

En revanche, en périphérie des massifs orientaux (Maures-Esterel, dôme de Barrot, Argentera-Mercantour) les trouvailles, beaucoup plus tardives, sont restées très sporadiques malgré un nouvel examen de l'ensemble des faciès de type Buntsandstein (DURAND *et al.*, 1989; AVRIL, 1989). Bien que de qualité souvent médiocre, les empreintes de pas de ces dernières

régions présentent, néanmoins, un intérêt particulier dans la mesure où, d'âge Scythien supérieur (?) à Anisien inférieur, elles sont antérieures à toutes celles de la bordure du Massif Central, où les dépôts mésozoïques les plus anciens appartiendraient déjà à l'Anisien moyen (ADLOFF *et al.*, 1984).

CADRE GÉOLOGIQUE

Dans la partie orientale du Bassin du Sud-Est, les formations détritiques triasiques, continentales, sont localisées à la base de la série, sous forme d'une semelle relativement continue, d'une puissance moyenne de l'ordre de 70 m. Restée solidaire du bâti hercynien, elle est séparée de la couverture carbonatée par un décollement majeur ($\varnothing_1$) dû aux mouvements tangentiels alpins et provençaux dans lesquels le socle a parfois été impliqué (fig. 2).

La plupart des coupes sont localisées le long d'une bande très étroite, ceinturant des massifs de socle dont la surrection est assez récente. En Provence, et même dans le Barrot, les déformations tectoniques, souvent réduites à des basculements, affectent peu la conservation des traces d'activité biologique, alors qu'en bordure du Mercantour, les glissements banc à banc et une certaine schistosité de fracture peuvent les oblitérer presque totalement.

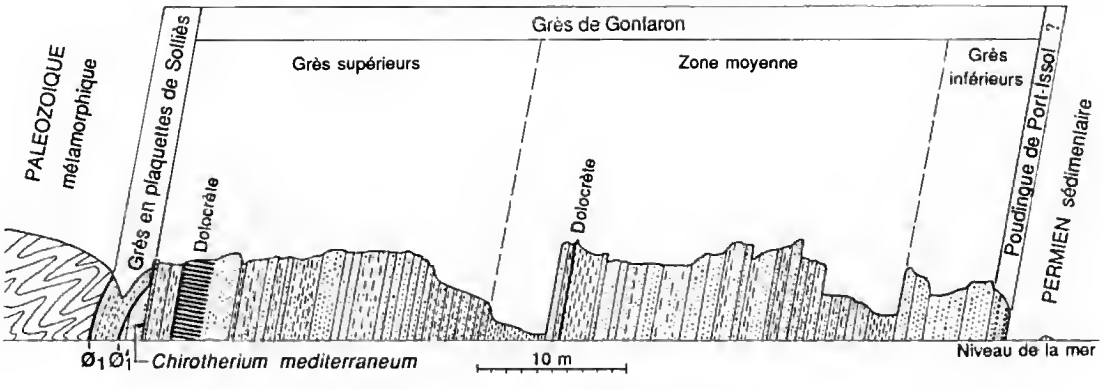


FIG. 2. — Coupe sommaire du Trias détritique provençal à l'ouest de la plage de La Garonne.

Paléogéographiquement, la région étudiée recouvre deux aires de sédimentation bien distinctes, probablement séparées par un seuil de faible relief, sensiblement au droit des vallées du moyen Verdon et de l'Estéron (fig. 1).

La bordure du massif Maures-Esterel correspond au flanc sud d'une vaste gouttière (sillon provençal) alimentée par le sud-est, à travers l'Esterel, et drainée vers le sud-ouest en direction du bassin catalan. La série détritique s'y subdivise en trois formations d'importance très inégale (tabl. I; fig. 2).

A la base, le mince Poudingue de Port-Issol, riche en « dreikanters », s'est mis en place en milieu désertique. Les Grès de Gonfaron, qui représentent l'essentiel de la série, montrent de multiples encroûtements (dolocrètes) caractéristiques d'un climat moins aride. Dans le secteur

amont, la formation est presque exclusivement gréseuse, alors que vers l'aval se développe une zone moyenne silto-argileuse correspondant à un milieu lacustre plus ou moins temporaire ; ce dernier environnement est le plus favorable à la fossilisation des traces de pas, surtout lorsque s'y multiplient les apports sableux fugaces, comme au sud de Toulon (fig. 2). Au sommet, les Grès en plaquettes de Solliès, à moulages de cubes de sel, se sont déposés dans une vaste lagune.

TABLEAU I. — Stratigraphie des séries détritiques de base de la partie orientale du « Bassin du Sud-Est » (d'après DURAND *et al.*, 1989, modifié).

			SILLON PROVENÇAL TOULON - MAURES - ESTEREL	DOMAINE PREBRIANÇONNAIS BARROT	MERCANTOUR
TRIAS MOYEN	Anisien moyen ?	Ø1	Barre dolomitique ocre Argiles grises	Formation de Fromagine	
			Grès en plaquettes de Solliès		*
		?			
	Anisien inférieur		* *	Formation de Rimplas	* *
			Grès de Gonfaron		
TRIAS INFERIEUR (= SCYTHIEN)	Scythien sup. ? (= Spathien)			Formation des Roberts Conglomérat de base	*
		?	Poudingue de Port-Issol	Formation de Berthéou	
	Scythien moyen				

* = Palynomorphes biochronologiquement significatifs * = Traces de pas de Vertébrés tétrapodes

L'ensemble Barrot-Mercantour ne représente qu'une faible partie d'une vaste plaine alluviale largement ouverte vers le sud-est (domaine prébriançonnais), dont la zone nourricière s'élevait dans le prolongement méridional des massifs de Belledonne-Pelvoux (dorsale delphino-durancienne). La série s'y compose de trois termes constants, d'importance à peu près égale, mais de granulométrie nettement décroissante de la base au sommet, et non directement corrélables avec les formations provençales (tabl. I).

La Formation des Roberts débute par un conglomérat de base qui passe rapidement à des grès grossiers, déposés par des chenaux fortement divagants. Un tel milieu était peu favorable à la conservation des empreintes, comme en témoigne l'unique gisement du Pont de Berthéou dans le Barrot. La Formation de Rimplas traduit des écoulements plus réguliers, avec des chenaux plus stables laissant entre eux des zones longtemps émergées. C'est au niveau des dépôts de berge des barres de méandre que sont fossilisées la plupart des traces de pas. La Formation de Fromagine, à dominante silto-argileuse, évoque l'installation généralisée de vastes étangs ; malgré l'existence d'îles temporaires marquées par des fentes de dessiccation, les témoins du passage de Tétrapodes se réduisent à quelques traces de nage signalées près de Léouvé.

L'âge « werfénien », traditionnellement attribué aux deux séries en question par simples comparaisons faciologiques, n'a pas été confirmé par les récents travaux de palynologie. Seul

l'Anisien inférieur a pu être identifié grâce à la présence de *Hexasaccites muelleri* Rheinhardt & Schmitz, 1965 (syn. *Stellapollenites thiergartii* Clement-Westerhof *et al.*, 1974) et de *Illinites kosankei* Klaus, 1964, et à l'absence de *Illinites chitonoides* Klaus, 1964, dans les parties sommitales des Grès de Gonfaron et de la Formation de Rimplas, au sein d'une association tout à fait comparable à celle qui caractérise le Grès à Voltzia de Lorraine septentrionale (ADLOFF *in* DURAND *et al.*, 1989). Compte tenu de leur localisation (tabl. I), les empreintes étudiées peuvent donc être attribuées, dans leur quasi-totalité, à l'Anisien inférieur.

ICHNOLOGIE DES VERTÉBRÉS

PROVENCE

— La Garonne (Var)

Ichnofamille CHIROTHERIIDAE Abel, 1935

Ichnogenre **CHIROTHERIUM** Kaup, 1835

Chirotherium mediterraneum n. ichnosp.

HOLOTYPE. — Première empreinte de la piste partielle (fig. 3 A ; pl. I, 1).

STRATUM TYPICUM. — Sommet du membre gréseux supérieur de la formation des Grès de Gonfaron (fig. 2) d'âge Anisien inférieur.

LOCALISATION. — Baie de La Garonne, Le Pradet, à l'extrémité orientale de l'anse des Bonnettes ; coordonnées Lambert III : X = 899,775 ; Y = 3095,225.

HYPODIGME. — 2e trace de la même piste, plus une empreinte de Saint-Sébastien d'Aigrefeuille (Gard) (fig. 3 B ; pl. I, 2).

FOSSILISATION. — Les traces étudiées ici, découvertes par l'un de nous (G. R. D.), se présentent en épireliefs convexes, c'est-à-dire en reliefs inversés. Nous supposons que la forme originale des autopodes n'a pas été modifiée par ce mode de transformation.

DIAGNOSE. — Pied pentadactyle, orteils III et IV bien développés, larges et longs, III prédominant, I et II plus courts et grêles, V recourbé vers l'extérieur. Rayons très divergents. Absence du coussinet digito-métatarsien V. Angle du III avec l'axe de la piste assez important (25°). Pas oblique assez court, légèrement supérieur à deux fois la longueur du pied. Main absente ou non identifiée.

DESCRIPTION

Le caractère dominant de cette trace est la grande divergence angulaire des rayons qui atteint des valeurs inconnues chez les autres espèces de cet ichnogenre, voire de l'ichnofamille des Chirotheriidae : 55° pour l'angle II-IV, 75° pour I-IV et 140° pour I-V.

Les empreintes des orteils montrent des différences très nettes : III et IV sont épais et

longs alors que le I est très court mais possède une griffe apparaissant plus large que longue; quant au II, de longueur nettement inférieure au IV, il est assez fluet et terminé par une griffe courbée vers l'intérieur paraissant plus petite que celle du I. La griffe du IV est à peine visible et celle du III est relativement importante : 1/5 à 1/6 de sa longueur. L'empreinte du V est courte, assez épaisse et reliée à la masse des quatre premiers rayons. Contrairement à la majorité des traces de cette ichnofamille, le coussinet sous le métatarsien V n'a pas imprimé.

L'angle d'obliquité qui mesure l'inclinaison de l'orteil III sur la ligne des articulations digito-métatarsiennes est très bas : 45° sur le pied 1 le mieux conservé.

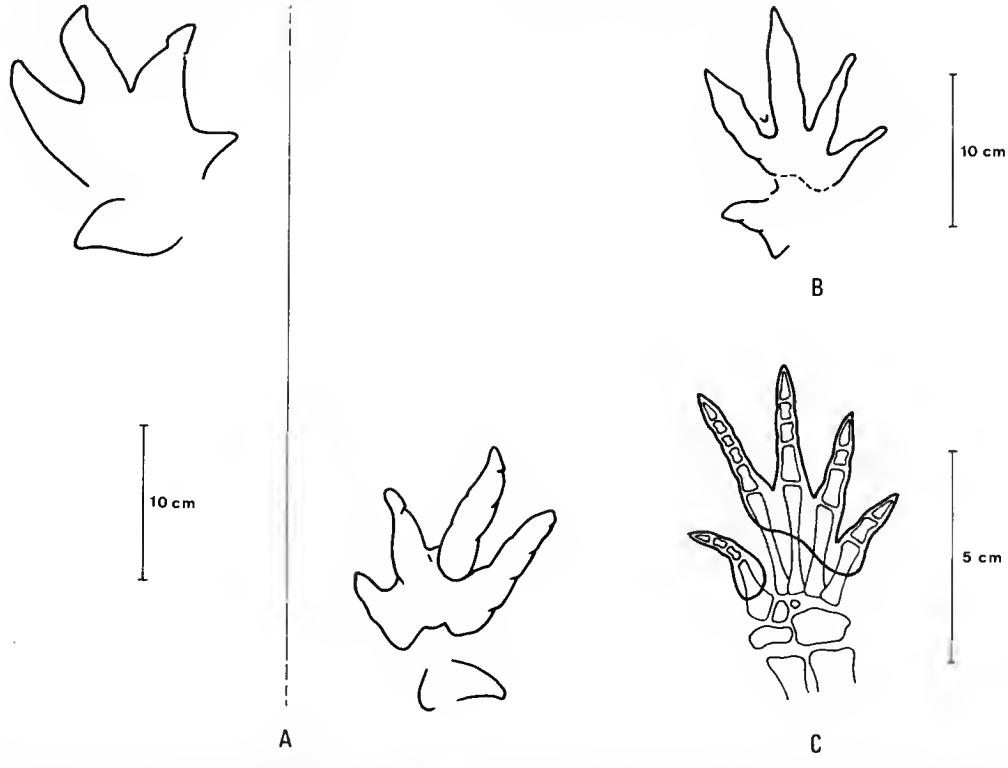


FIG. 3. — A, *Chirotherium mediterraneum* n. ichnosp., piste, à La Garonne; B, *Chirotherium mediterraneum* (pied gauche) de Saint-Sébastien d'Aigrefeuille (Gard); C, squelette de pied gauche (vue dorsale) d'*Euparkeria capensis* Broom, 1913 [d'après ROMER (1956) et EWER (1965), modifiés, avec essai de reconstitution de l'empreinte correspondante].

La piste, pour ce qu'on en connaît, est large. L'angle du pas, de l'ordre de 105°, représente le minimum observé pour cette famille. Le pas mesure 410 mm soit à peine plus de deux fois la longueur de l'empreinte. Par extrapolation, l'enjambée peut être estimée à 660 mm et la largeur de la piste à 390 mm.

Bien que de morphologie peu commune, les empreintes de La Garonne peuvent être rapprochées d'une trace découverte près d'Alès à Saint-Sébastien d'Aigrefeuille, déjà mentionnée (DEMATHIEU, 1984*a*) et figurée dans une étude sur les inversions de relief (COUREL et DEMATHIEU, 1984) mais non attribuée (tabl. II). Celle-ci est cependant plus petite des 3/4

environ. Une autre trace, à l'avant, de direction perpendiculaire, pourrait peut-être être celle d'une main, mais cela reste très incertain (pl. I, 2).

La morphologie, telle qu'elle vient d'être décrite, paraît donc bien consistante et la nouvelle ichnoespèce valide.

TABLEAU II. — Morphométrie de *Chirotherium mediterraneum* n. ichnosp.

MESURES DE L'EMPREINTE

	I (mm)	II (mm)	III (mm)	IV (mm)	V (mm)	L (mm)	l (mm)	M (mm)	m (mm)
LA GARONNE	70	97	114	105	66	190	160	142	127
ST SEBASTIEN	49	68	96	78	40	145	113	115	104

	Angle II-IV	Angle I-IV	Angle 1-V	Obliquité
LA GARONNE	55°	75°	140°	45°
ST SEBASTIEN	50°	95°	180°	45°

MESURES DE LA PISTE

	Angle pied/axe	Angle du pas	Pas oblique	Enjambée	Largeur totale
LA GARONNE	25°	105°	410 mm	660 mm	390 mm

ABREVIATIONS : I, II, III, IV, V = longueur des empreintes des doigts ; L = longueur de l'empreinte ; l = largeur de l'empreinte ; M = longueur de l'ensemble des 4 premiers doigts ; m = largeur de l'ensemble des 4 premiers doigts ; Angle II-IV = écart angulaire des doigts II et IV ; Obliquité = angle de l'axe du III avec la ligne des coussinets digito-métatarsiens.

INTERPRÉTATION

Cette forme nouvelle révèle une architecture squelettique présentant des caractères archaïques comme : l'obliquité très faible, le grand développement du IV, les angles I-IV et I-V très grands, la piste large, l'angle du pied avec l'axe assez grand.

Ces caractères rappellent les traces lacertoïdes. La faible obliquité est accompagnée d'un angle assez grand du pied avec l'axe de la piste et implique que les doigts ne sont pas dans le prolongement des métatarsiens mais forment avec ces derniers un angle non négligeable (DEMATHIEU & HAUBOLD, 1974).

Cette architecture est impliquée dans une mécanique d'ensemble où le fémur est dans une

position oblique par rapport au plan sagittal (ce qui s'observe sur la largeur de la piste, grande par rapport à l'enjambée), position en rapport également avec l'angle que fait le pied (axe du III) avec l'axe de la piste ($\simeq 25°$).

A côté de ces traits si particuliers témoignant d'un plan assez primitif pour un Archosaurien, des caractères plus spécialisés sont observables : réduction de la longueur du I, faible largeur du I et du II par rapport au III et au IV, bipédie.

La réduction de longueur du I s'observe aussi chez *Chirotherium barthii*. La faible largeur des orteils I et II montre que l'appui principal se situait sur les orteils III et IV, ce qui est en liaison avec la position du fémur et l'angle du pied avec l'axe.

Quant à la bipédie, bien qu'elle apparaisse ici malaisée, elle témoigne de la position postérieure du barycentre sur le tronc, ce qui suggère un train avant relativement léger, c'est-à-dire les bras courts ainsi que le cou et la tête peu massifs.

Discussion

L'attribution à l'ichnogenre *Chirotherium* est justifiée par l'importance de l'orteil IV par rapport au II, plus court. La création d'une nouvelle espèce est fondée sur les caractères morphologiques indiqués dans la diagnose, à savoir, principalement, la faiblesse des orteils I et II en longueur comme en largeur et les divergences angulaires. Ces dernières, on le sait, montrent souvent une grande variabilité et, de ce fait, peuvent être considérées comme des caractères peu fiables. Cependant, le fait qu'à plus de 200 km de distance une trace en tous points semblable soit présente conduit à penser que les divergences angulaires des rayons sont un caractère propre à cette ichnoespèce.

Essai d'attribution paléontologique

Les caractères décrits montrent que l'auteur de ces traces était très probablement un Archosaurien thécodonte dont la bipédie devait être plus occasionnelle qu'habituelle. La brièveté relative des orteils I et II, le bon développement des III et IV, ainsi que les écarts angulaires des rayons, conduisent à le classer parmi les Thécodontes proches d'*Euparkeria capensis* Broom, 1913, c'est-à-dire dans la famille des Euparkeriidae, thécodontes encore assez primitifs (fig. 3 C).

Des éléments de la piste, brièveté du pas relativement à la longueur du pied, modeste valeur de l'angle du pas, montrent que, très probablement, l'auteur de ces traces marchait lentement. Il en résulte que l'angle de marche devait être assez réduit (*cf.* Demathieu, 1970; Leonardi, 1987). Chez les Thécodontes, le rapport du membre postérieur à la longueur du pied étant compris entre 2,7 et 3,3 (3,2 pour *Euparkeria*), pour satisfaire à cet intervalle l'angle de marche devait être compris entre 30 et 40°. Ce qui donne, tous calculs faits, une fourchette de 75-90 cm pour le membre postérieur. Si l'on estime la longueur totale du pied à deux fois la longueur des quatre premiers orteils et en arrondissant à la dizaine supérieure pour comprendre le tarse, on trouve que le pied peut être estimé à 29 cm de long. De sorte que pour un angle de marche variant de 30 à 40°, le rapport Longueur du membre/Longueur du pied varie de 3,1 à 2,6, ce qui correspond approximativement à l'intervalle observé chez les

Thécodontes. A partir de cette fourchette, et compte tenu de ce qui a été écrit plus haut au sujet du train avant de l'animal, le tronc devait être plus court que les membres postérieurs et se situer dans l'intervalle 65-75 cm, et la longueur totale entre 2,5 m et 3 m. Il est plus difficile d'estimer la longueur du membre antérieur. Le peu de piste que nous connaissons ne permettant pas d'apprécier si ce thécodonte était bipède seulement occasionnel — ce que sa démarche laisserait penser — ou permanent. Notons simplement que pour les bipèdes, occasionnels ou non, la longueur des membres antérieurs est comprise entre les 3/4 et le 1/2 des membres postérieurs. Là encore, les éléments de la piste plaident plutôt pour une fourchette des 3/4 aux 2/3 de la longueur du membre postérieur.

La Garonne : traces isolées

Deux petites traces, provenant de la partie médiane de la coupe, ne forment probablement pas un couple (fig. 4, I). Leur orientation, en effet, plaide pour leur indépendance puisqu'elles sont presque de sens opposés.

La première, tridactyle, ne montre que trois digitations très fines et courbes. L'angle formé par les deux extrêmes, mesuré selon la corde des doigts, est relativement grand : 65°. En l'absence d'autres caractères, il n'est pas possible de tenter une détermination.

La seconde, pentadactyle, présente les caractères suivants : rayons très fins, croissance de leur longueur du I au IV; angles interdigitaux très grands : 220° entre le I et le V, le I étant retourné vers l'arrière; la courbure des rayons est dirigée vers l'extérieur de la trace. La morphologie ne permet pas de décider s'il s'agit d'une main ou d'un pied, les deux autopodes pouvant avoir la même forme. Sa facture originale la différencie des autres ichnoespèces de cette période.

Malgré l'insuffisance des données, on peut avancer — avec prudence — que l'auteur de cette trace, par la mobilité horizontale de ses doigts, pouvait appartenir à l'ordre des Lépidosauriens, les empreintes des mains de petits lézards actuels offrant encore une telle ouverture des doigts.

— Sanary (Var)

Près de Sanary, dans les environs de Port-Issol, des traces de vertébrés ont été découvertes et signalées en 1965 par P. Ellenberger. D'après cet auteur, les empreintes du Bau Rouge seraient à rattacher aux groupes stégocéphaloïde, lacertoïde et chirothérioïde. Aucune indication, même approximative, n'a été donnée sur les proportions de chacun de ces types de traces.

Les bancs de calcaire dolomitique du sud de l'anse de Port-Issol (Muschelkalk) ne lui ont livré que quelques empreintes tridactyles assez mal formées.

Enfin, dans le Rhétien du nord de la même anse, sur des bancs subverticaux, il a observé « des empreintes isolées très belles de Dinosauriens bipèdes » dont l'une est figurée dans l'article cité.

— **Fabregas, commune de la Seyne (Var)**

Dans la région du cap Sicié, au Bau Rouge de Fabregas, des empreintes ont été découvertes par l'un de nous (M. D.), sur une dalle gréseuse située vers le sommet de la zone silto-argileuse moyenne des Grès de Gonfaron. Elles appartiennent à deux types bien distincts.

Le premier est représenté par une empreinte chirothérioïde incomplète d'assez petite taille (8 × 7 cm environ) qui ne montre clairement que les quatre premiers doigts, le premier étant le mieux imprimé. Les rapports angulaires entre les doigts, particulièrement entre le I et le II, permettent de rapprocher cette trace de l'ichnogenre *Brachychirotherium* Beurlen, 1950, si cette trace représente bien l'image partielle du pied qui l'a faite (pl. II, 2).

Le second type est représenté par plusieurs spécimens dont un seul bien marqué permet une description assez détaillée. C'est une empreinte d'un pied digitigrade, pentadactyle, plus large que longue (10 × 17 cm) (fig. 4 B; pl. II, 3), aux doigts courts plus ou moins arrondis à leur extrémité distale. Le I, très bref, est presque accolé et parallèle au II qui diverge peu d'avec le III, mais le IV forme, avec ce dernier, un angle important. Le V est plus petit. Le contour postérieur de cette trace, convexe vers l'avant et assez flou, représente vraisemblablement une plicature phalangienne au niveau de l'intersection des 1re et 2e phalanges plutôt que digito-métatarsienne. Si l'autopode qui a laissé cette trace (pied ou main) lui est isomorphe, il s'agit alors d'une trace d'Amphibien digitigrade et de grande taille. Sa morphologie permet de la rattacher avec prudence à l'ichnogenre *Capitosauroides* Haubold, 1971, bien représenté au Trias inférieur (Solling-Folge).

Cet ichnogenre a été également reconnu dans le Mercantour et dans l'Anisien inférieur (Röt 2) de Winterswijk (Demathieu & Oosterink, 1988).

Les empreintes de pas d'Amphibiens disparaissent pratiquement au Trias moyen et supérieur.

— **Solliès-Ville (Var)**

R. P. Charles a signalé et décrit succinctement (1949) une dalle comportant trois empreintes de pieds dont l'une semble être de facture chirothérioïde. Cette dalle, laissée sur place, n'a malheureusement pas été retrouvée, mais provient vraisemblablement de la même unité lithostratigraphique que celle de Fabregas. Seuls les dessins de l'inventeur en conservent le souvenir; aussi, en l'absence de photographie, la détermination reste-t-elle incertaine (fig. 4 E).

— **Vallon de Vioune, commune de Callas (Var)**

Près du Mas du Vioune les grès du Trias, assez grossiers, se présentent en bancs décimétriques. C'est là que F. Ballestra a découvert quelques empreintes de l'ichnogenre *Chirotherium*, la trace la mieux conservée pouvant être attribuée à l'ichnoespèce *Chirotherium barthii* (pl. I, 3).

— Notre-Dame de Valcluse (Alpes-Maritimes)

En bordure de la route D9 de Mandelieu à Grasse, en face de la station d'autobus qui porte ce nom, un très petit affleurement a livré (DEMATHIEU, 1970) une petite dalle portant quelques *Rhynchosauroides* avec une trace chirothérioïde assez mal conservée (pl. I, 4).

BARROT-MERCANTOUR

— Dôme de Barrot (Alpes-Maritimes)

Plusieurs sites du Trias détritique de cette région ont fourni des empreintes chirothérioïdes dont certaines d'assez grande taille : Pont des Roberts (DEMATHIEU *in* AVRIL, 1989) et surtout Tirebœuf (BORDET, 1950), dans la formation de Rimplas. Leur état de conservation ne permet pas de les rattacher à un ichnogenre précis de ce groupe mais il semblerait que l'une puisse représenter l'ichnogenre *Isochirotherium* à cause de la petitesse de la main, les autres étant incluses, avec réserve, dans les ichnogenres *Brachychirotherium* et *Chirotherium* (fig. 4 F, G, H).

Du couple découvert au Vallon du Pous, vers le sommet de la même formation, la main est la mieux conservée. Quatre des cinq doigts sont bien imprimés, assez fins et bien détachés, avec des écarts angulaires digitaux assez importants : angle II-IV $\simeq$ 80°. Beaucoup plus large que longue ($\simeq$ 7 × 11 cm), elle peut être une main chirothérioïde (fig. 4 D ; pl. II, 4).

A l'affleurement du Pont de Berthéou, quelques traces de pas assez peu déterminables ont été remarquées à quelques mètres seulement au-dessus du conglomérat de base : un couple pied-main, semble-t-il, pouvant être rattaché à l'ichnogenre *Rhynchosauroides* accompagnant d'autres traces plus petites difficilement identifiables. Une autre, assez floue, tétradactyle présente un fort « talon » postérieur rappelant *Dicynodontipus* Ruhle v. Lilienstern, 1944, du Buntsandstein moyen (*cf.* DEMATHIEU & FICHTER, 1989). Le bourrelet qui circonscrit latéralement et postérieurement cette empreinte pourrait être la marque de la main de l'animal qui aurait été ainsi recouverte par le pied. La marque du talon dénote une démarche plantigrade qui ne se rencontre guère au Trias que chez certains Théropsidés ; les Amphibiens étaient en grande majorité digitigrades. Cependant, cette trace unique est trop floue pour en dégager une attribution.

Sur un autre site de la région, Méléa, des empreintes ont été repérées. D'assez petite taille, tétradactyles, leur mauvaise conservation ne permet pas de les déterminer (AVRIL, 1989).

A Léouvé, provenant de la base de la Formation de Fromagine, une trace curieuse, en forme de trois doigts subparallèles aux reliefs dissymétriques, est plus large que longue (24 × 28 mm). Elle pourrait être interprétée comme une figure sédimentaire, si l'aspect de la surface de la dalle, où ne figure aucune trace mécanique, ne s'y opposait pas. Une origine animale — trace de nage (?) — semble plus probable (AVRIL, 1989 : 133 et pl. IV, 13).

— **Mercantour**

Saint-Étienne de Tinée est le seul endroit de cette région où des empreintes ont pu être reconnues (Mr Morin) : dans le lit de l'Ardon, juste en amont du barrage Saint-Victor. Ces ichnites, assez nombreuses et d'assez bonne qualité, se présentent sous forme d'épireliefs concaves dans les faciès de plaine inondable de la Formation de Rimplas. La majeure partie d'entre elles appartiennent à l'ichnogenre *Rhynchosauroides* Maidwell, 1911. Elles sont assez petites — leur longueur ne dépasse pas 3 cm — et présentent les caractères particuliers de cet ichnogenre, à savoir : croissance des orteils du I au IV, courbure légère de ces rayons vers l'intérieur de la piste, position de la main à l'arrière du pied (pl. II, 5). En outre, la présence, sur quelques-unes, du I, permet de rapprocher ces ichnites de l'ichnoespèce *Rhynchosauroides lutevensis* Demathieu, 1984.

Deux autres types d'empreintes assez peu visibles doivent être mentionnés (fig. 4 A et C). Le premier est représenté par une trace assez volumineuse, pentadactyle, de 60 × 125 mm, isomorphe de celle de Fabregas attribuée à l'ichnogenre *Capitosauroides* Haubold, 1971. Le deuxième, si notre interprétation est correcte, est une petite trace pentadactyle de 26 mm de long sur 20 mm, chirothérioïde par la position de l'orteil V, latéro-postérieure par rapport à l'ensemble des quatre premiers. Elle est située sur le côté droit de la trace précédente et en efface partiellement l'orteil I. Elle peut être rattachée à l'ichnogenre *Synaptichnium* Nopcsa, 1923.

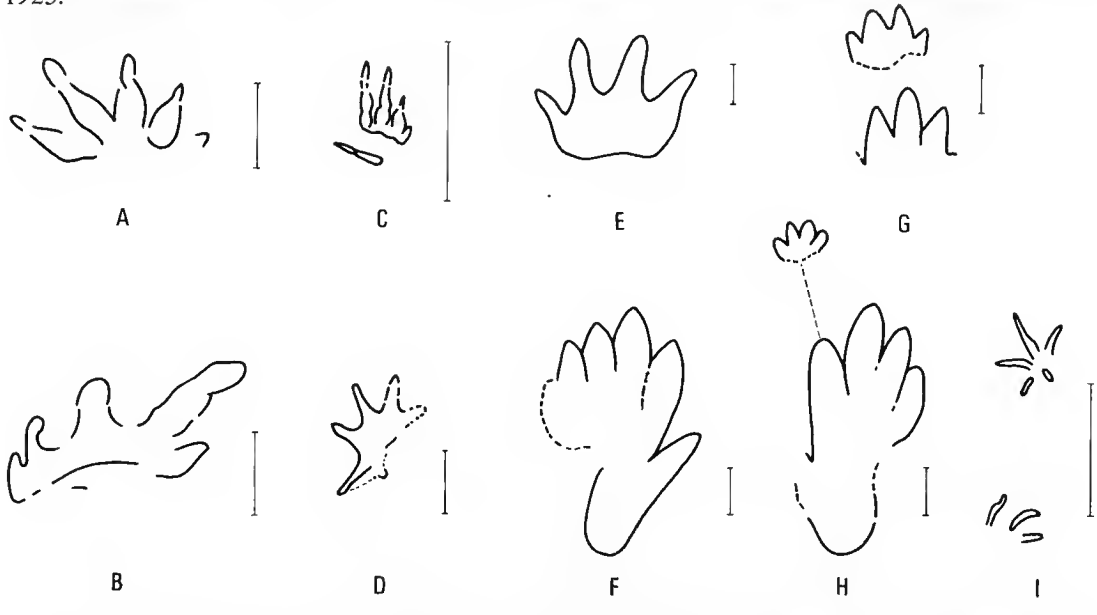


FIG. 4. — A, *Capitosauroides* sp., empreinte d'autopode gauche, de Saint-Étienne de Tinée (Mercantour); B, *Capitosauroides* sp., empreinte de pied droit, de Fabregas; C, *Synaptichnium* sp., empreinte de pied gauche, de Saint-Étienne de Tinée; D, contre-empreinte de main droite chirothérioïde, Vallon du Pous; E, contre-empreinte de pied chirothérioïde (*Isochirotherium*?), de Solliès-Ville (Var) (d'après CHARLES, 1949); F, pied chirothérioïde (*Brachychirotherium*?), de Tirebœuf (Barrot); G, couple partiel chirothérioïde (*Chirotherium*?), de Tirebœuf; H, couple *Isochirotherium* sp., de Tirebœuf (F, G et H d'après BORDET, 1950); I, empreintes lacertoïdes de La Garonne. (Échelles = 5 cm.)

Conclusion

L'ichnofaune du Trias de la région Provence-Côte d'Azur, telle qu'elle nous est connue actuellement, est assez pauvre compte tenu de l'étendue du territoire révisé. On y retrouve les ichnogenres classiques du Trias inférieur : *Capitosauroides*, *Chirotherium*, *Rhynchosauroides*, peut-être *Isochirotherium* et *Brachychirotherium* ainsi que *Synaptichnium*, ce dernier, comme les deux précédents, restant incertain. Seul *Chirotherium* est présent par deux ichnoespèces, l'une nouvellement nommée, l'autre déjà largement signalée ailleurs, *Chirotherium barthii*. Cette dernière est connue depuis le Scythien moyen jusqu'au Trias moyen médian, dans l'état actuel de nos connaissances, et *Rhynchosauroides* depuis le Scythien moyen jusqu'au Carnien. Ces données sont insuffisantes pour permettre d'en tirer des conclusions d'ordre stratigraphique fiable.

Toutefois il est assez tentant d'établir une comparaison avec le Trias de la région d'Alès (Gard) où l'on retrouve *Chirotherium mediterraneum*, ichnoespèce particulièrement typique et qui n'a été signalée nulle part ailleurs. Mais l'ichnofaune d'Alès semble un peu différente par la présence, en plus des ichnogenres chirothérioïdes et rhynchosauroïdes, d'une trace tridactyle rapportée à *Coelurosaurichnus*. Un certain nombre de ces dernières, observées *in situ* sur des grès psammitiques à séricite, sur le flanc d'un petit anticlinal, ont été rapidement détruites par les intempéries. C'est par la présence de ces empreintes dinosauroïdes que l'on a pu induire (Demathieu, 1984*a*) que les couches à empreintes d'Alès devaient se situer légèrement au-dessus de celles de Lodève. *Brachychirotherium gallicum* Willruth, 1917, très fréquent à Lodève, l'est encore assez à Alès et rare à Largentière, cette décroissance plaidant pour un âge des couches d'Alès intermédiaire entre ceux des gisements de Lodève et de Largentière ; la présence à Alès d'un spécimen *Isochirotherium felenci*, si fréquent à Largentière mais inconnu à Lodève, plaide également dans ce sens.

La principale distinction entre les deux ichnofaunes à *Chirotherium mediterraneum* semble tenir : 1) à la présence de *Coelurosaurichnus* dans le bassin d'Alès, qui implique l'existence d'Archosauriens tridactyles ; 2) à la présence de *Capitosauroides* dans le Trias de Provence et des Alpes-Maritimes. Cette empreinte d'Amphibien stéréospondyle est connue surtout dans le Buntsandstein moyen et dans le Röt (Haubold, 1971 ; Demathieu & Oosterink, 1988). Peut-être est-il permis de considérer que la présence de traces dinosauroïdes dans le Trias d'Alès, d'une part, et celle de stéréospondyles dans le Trias de Provence et des Alpes-Maritimes, d'autre part, peut constituer un indice de discrimination stratigraphique entre les deux séries gréseuses. Cette interprétation est en accord avec les données palynologiques selon lesquelles les niveaux à empreintes étudiés ici sont d'âge anisien inférieur, alors que ceux de Lodève ne commenceraient pas avant l'Anisien moyen (Doubinger & Adloff, 1981) et ceux de Largentière seraient déjà aniso-ladiniens (Doubinger & Adloff, 1979), ce qui permet d'avancer, par encadrement, un âge très vraisemblablement anisien moyen à supérieur pour l'ichnofaune d'Alès. Il est donc possible d'admettre, au moins pour l'instant, que l'extension stratigraphique de la nouvelle ichnoespèce *Chirotherium mediterraneum* couvre en grande partie l'Anisien de la France méditerranéenne.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABEL, O., 1935. — Vorzeitliche Lebensspuren. G. Fischer Verlag, ed., Iena, 644 p.

ADLOFF, M. C., J. DOUBINGER & J. TAUGOURDEAU, 1984. — Palynologie du Trias. *In* : DEBRAND-PASSARD *et al.*, Synthèse géologique du Sud-Est de la France. *Mém. BRGM*, Orléans, **125** : 68.

AVRIL, G., 1989. — Paléogéographie et paléoenvironnements de dépôt du Trias détritique du Sud des Alpes françaises (Partie orientale du « bassin » du Sud-Est). Thèse Univ. Nancy I : 225 p.

BEURLEN, K., 1950. — Neue Fährtenfunde aus dem Fränkischen Trias. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol.*, Stuttgart, Mh. : 308-320.

BORDET, P., 1950. — Le Dôme permien de Barrot (Alpes-Mar.) et son auréole de terrains secondaires. *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, **48** (228) : 51-89.

BROOM, R., 1913. — Note on *Mesosuchus browni* Watson, and on a new South African triassic pseudosuchian (*Euparkeria capensis*). *Rec. Albany Mus.*, **2** : 394-396.

CHARLES, R. P., 1949. — Note sur la présence de *Chirotherium* près de Solliès-Ville (Var). *C. r. Soc. Étud. paléontol. paléoethnol. Provence*, Marseille : 10-12.

COUREL, L., & G. DEMATHIEU, 1976. — Une ichnofaune reptilienne remarquable dans les grès triasiques de Largentière (Ardèche, France). *Palaeontogr*, Stuttgart, **151** : 194-215.

COUREL, L., & G. DEMATHIEU, 1984. — Les inversions de relief dans les traces fossiles : leur signification. 109e Congrès National des Sociétés Savantes, Dijon 1984. *Sciences*, **1** : 373-383.

DEMATHIEU, G., 1970. — Méthodes d'étude, p. 15-37, *In* : Les empreintes de pas de Vertébrés du Trias de la bordure N-E du Massif Central. Cahiers de Paléontologie, éd. CNRS, Paris, 211 p.

— 1984*a*. — Les pistes des Vertébrés du Trias du Sud-Est de la France. Apport à la Stratigraphie. *Bull. BRGM*, Géologie de la France, **1-2** : 175-177.

— 1984*b*. — Une ichnofaune du Trias moyen du bassin de Lodève (Hérault, France). *Annal. Paléontol.*, Paris, **70** (4) : 247-273.

DEMATHIEU, G. R., & J. FICHTER, 1989. — Die Karlshafener Fährten im Naturkundemuseum der Stadt Kassel. Ihre Beschreibung und Bedeutung. *Philippia*, Kassel, **6** (2) : 111-154.

DEMATHIEU, G., & H. HAUBOLD, 1974. — Evolution und Lebensgemeinschaft terrestrischer Tetrapoden nach ihren Fährten in der Trias. *Freiberger Forsch.*, Leipzig, C. **298** : 51-72.

DEMATHIEU, G. R., & H. W. OOSTERINK, 1988. — New discoveries of ichnofossils from the middle Triassic of Winterswijk (The Netherlands). *Geologie Mijnb.*, Dordrecht, **67** : 3-17.

DOUBINGER, J., & M.-C. ADLOFF, 1979. — A propos de Largentière. *In* : Le Trias cévenol ; livr.-guide exc. Gr. Fr. Trias, 10-13 sept. 79, Dijon : 44.

DOUBINGER, J., & M.-C. ADLOFF, 1981. — Précisions palynologiques sur l'âge anisien moyen du gisement à plantes du Trias des Lavarèdes (SE de Lodève, S. de la France). *Sci. Géol. Bull.*, Strasbourg, **34** (4) : 239-242.

DURAND, M., R. MEYER & G. AVRIL, 1989. — Le Trias détritique de Provence du Dôme de Barrot et du Mereantour. *Publ. Ass. Sédim. Fr.*, **6** : 1-135.

ELLENBERGER, P., 1965. — Découvertes de pistes de Vertébrés dans le Permien, le Trias et le Lias inférieur aux abords de Toulon (Var) et d'Anduze (Gard). *C. r. Acad. Sci.*, Paris, **260** : 5856-5859.

EWER, R. F., 1965. — The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, ser. B, **248** : 379-435.

HAUBOLD, H., 1971. — Die Tetrapoden fährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias. *Paläontol. Abh.*, Abt. A, Berlin, **4** (3) : 395-548.

KAUP, J., 1835. — Mitteilung über Tierfährten von Hildburghausen. *Neues Jahrb. Miner. Geogn. Geol. Petrefact.*, Stuttgart : 327-328.

LEONARDI, G. (coord.), *et al.*, 1987. — Glossary and Manual of Tetrapod footprint Palaeoichnology. Dep. Natl. Prod. Min., Brasilia, 114 p.

MAIDWELL, F. T., 1911. — Notes on footprints from the Keuper of Runcorn Hill. *Proc. Liverpool geol. Soc.*, **11** (2) : 140-152.

NOPCSA F. VON, 1923. — Die Fossilien der Reptilien. *Fortschr. Geol. Paläontol.*, Berlin, **2** : 1-210.

ROMER, A. S., 1956. — Osteology of the reptiles. The University of Chicago Press, Chicago-London, 772 p.

PLANCHE I

1 — *Chirotherium mediterraneum* n. ichnosp. Piste, de La Garonne (Var) (reliefs inversés).
2 — *Chirotherium mediterraneum*, pied gauche, de Saint-Sébastien d'Aigrefeuille (Gard) (reliefs inversés).
3 — *Chirotherium barthii* Kaup 1835, contre-empreinte de pied droit, du Vallon de Vioune (Var) (collection BALLESTRA).
4 — Dalle de Notre-Dame de Valcluse (Alpes-Maritimes) : quelques *Rhynchosauroides* et un pied droit de *Chirotherium* relativement mal conservé (contre-empreintes).
(Échelles = 10 cm; clichés G. R. DEMATHIEU.)

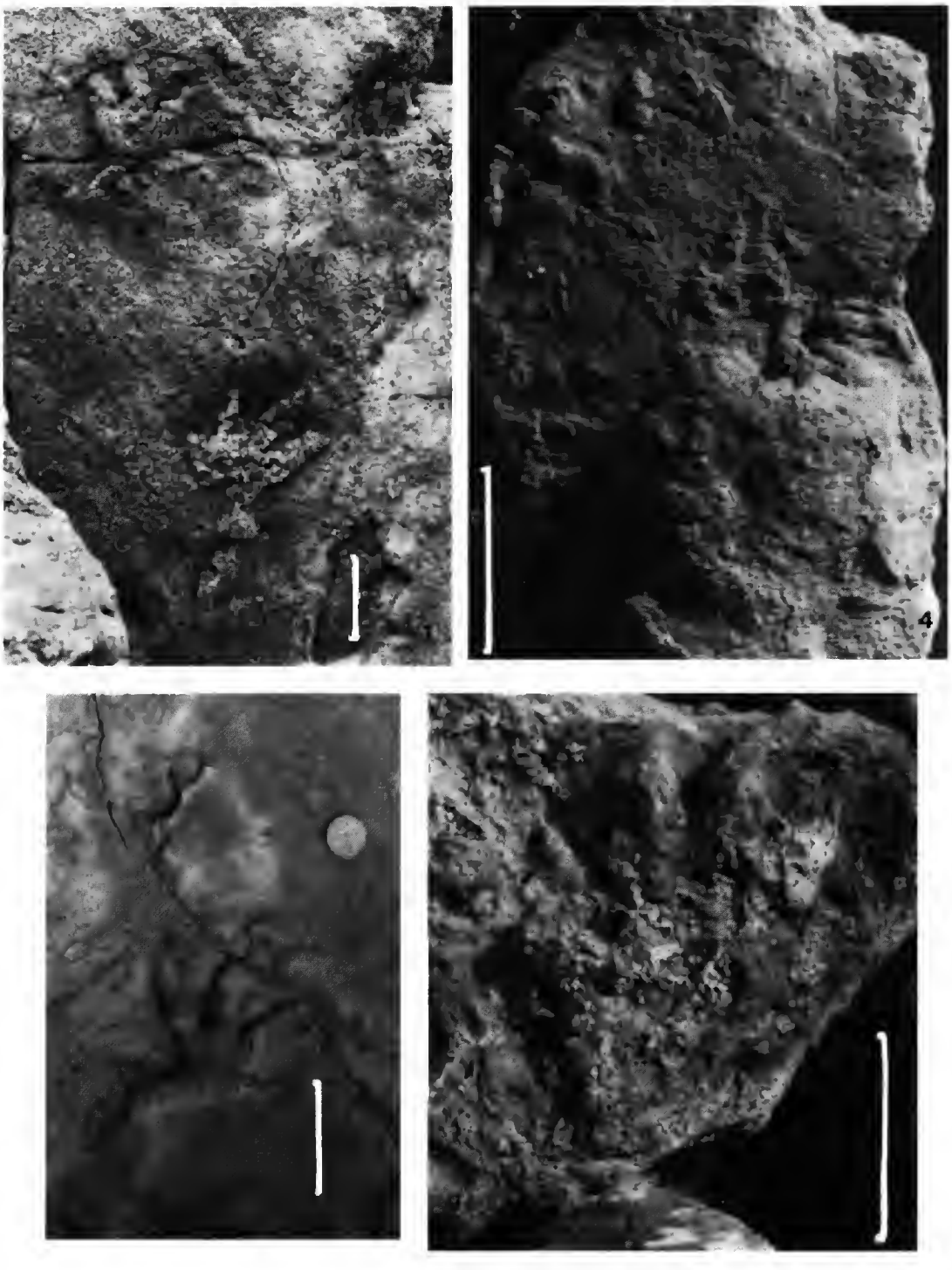
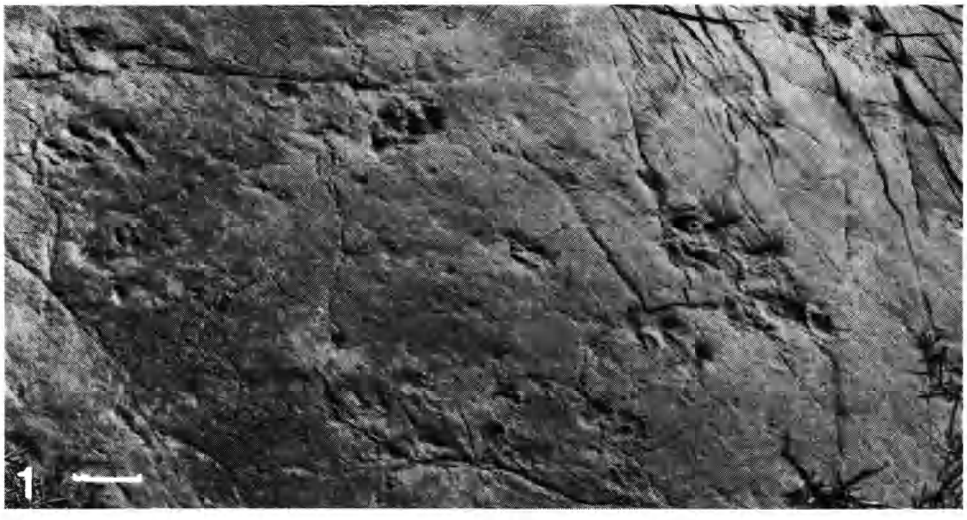
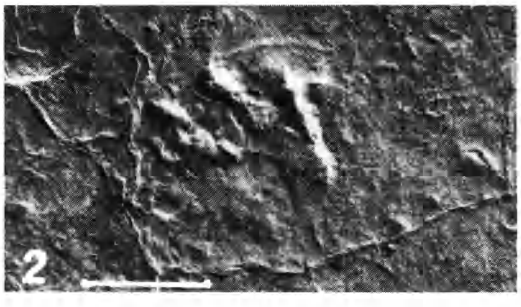


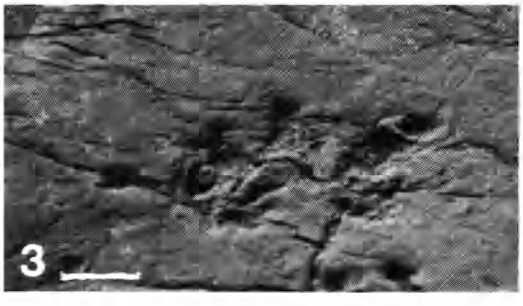
PLANCHE I

PLANCHE II

1 — Dalle à empreintes de Fabregas (Var). Vue générale.
2 — Pied chirothérioïde (*Brachychirotherium*?) de Fabregas.
3 — Pied stégocéphaloïde (*Capitosauroides* sp.) de Fabregas.
4 — Main chirothérioïde du Vallon de Pous (Alpes-Maritimes).
5 — *Rhynchosauroides* sp. : quelques spécimens sur une dalle, à Saint-Étienne de Tinée (Alpes-Maritimes). (Échelles = 5 cm ; clichés M. DURAND.)







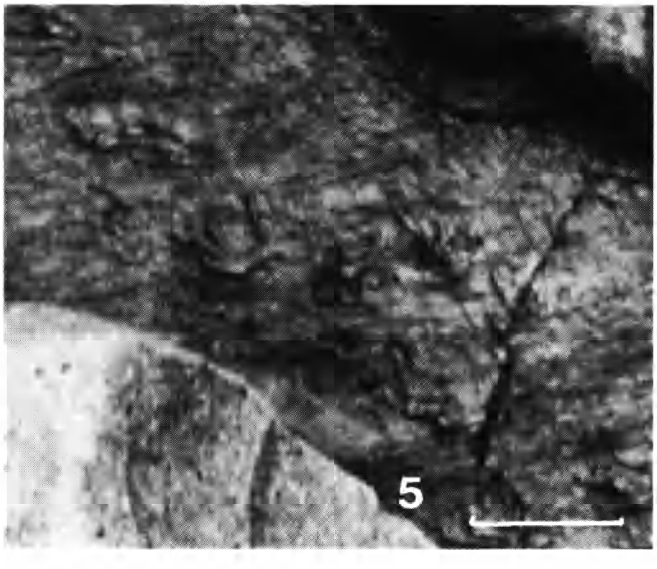


PLANCHE II

Achevé d'imprimer le 4 octobre 1991.

Le Bulletin du 4e trimestre de l'année 1990 a été diffusé le 22 avril 1991.

IMPRIMERIE F. PAILLART, B.P. 109, 80103 ABBEVILLE — (D. 7948)
DÉPÔT LÉGAL : 3e TRIMESTRE 1991.

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon, « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1ère édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.